



IMPERIAL AGRICULTURAL  
RESEARCH INSTITUTE, NEW DELHI.







ZEITSCHRIFT FÜR WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE ABTEILUNG B

ARCHIV<sup>us</sup>  
FÜR  
NATURGESCHICHTE  
ZEITSCHRIFT FÜR SYSTEMATISCHE ZOOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

C. ZIMMER

H. BISCHOFF UND B. RENSCH

NEUE FOLGE BAND 3

MIT 257 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL



1 9 3 4

AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT M.B.H.  
LEIPZIG

Großdruckerei Paul Dünnhaupt, Köthen (Anhalt)

# Inhalt des 3. Bandes (N. F.).

## 1. Heft.

(Ausgegeben 19. April 1934.)

A. Mordvilko, On the evolution of Aphids. With 38 figures . . . . .	1
P. Menzel-Ben Tovim, Die Abhängigkeit der ektodermalen Drüsen der Landschnecken von phylogenetischen und ökologischen Faktoren. Mit 45 Abbildungen im Text . . . . .	61

## 2. Heft.

(Ausgegeben 24. August 1934.)

S. R. Zarapkin, Zur Phänoanalyse von geographischen Rassen und Arten. Mit 9 Abbildungen . . . . .	161
Robert Mertens, Die Schlangengattung <i>Dendrelaphis</i> Boulenger in systema- tischer und zoogeographischer Beziehung. I . . . . .	187
Karl Mayer, Die Metamorphose der Ceratopogonidae (Dipt.). Mit 93 Abbild. . . . .	205
Sammelreferat: A. Bartenev, Über einige Grundlagen der Geschichte und des Bestandes der paläarktischen Fauna. Mit 3 Abbildungen . . . . .	289
Referate: C. Fr. Roewer, Solifuga, Palpigrada . . . . .	311
H. Hoffmann, Opisthobranchia . . . . .	311
B. Wolff, Animalium Cavernarum Catalogus . . . . .	311

## 3. Heft.

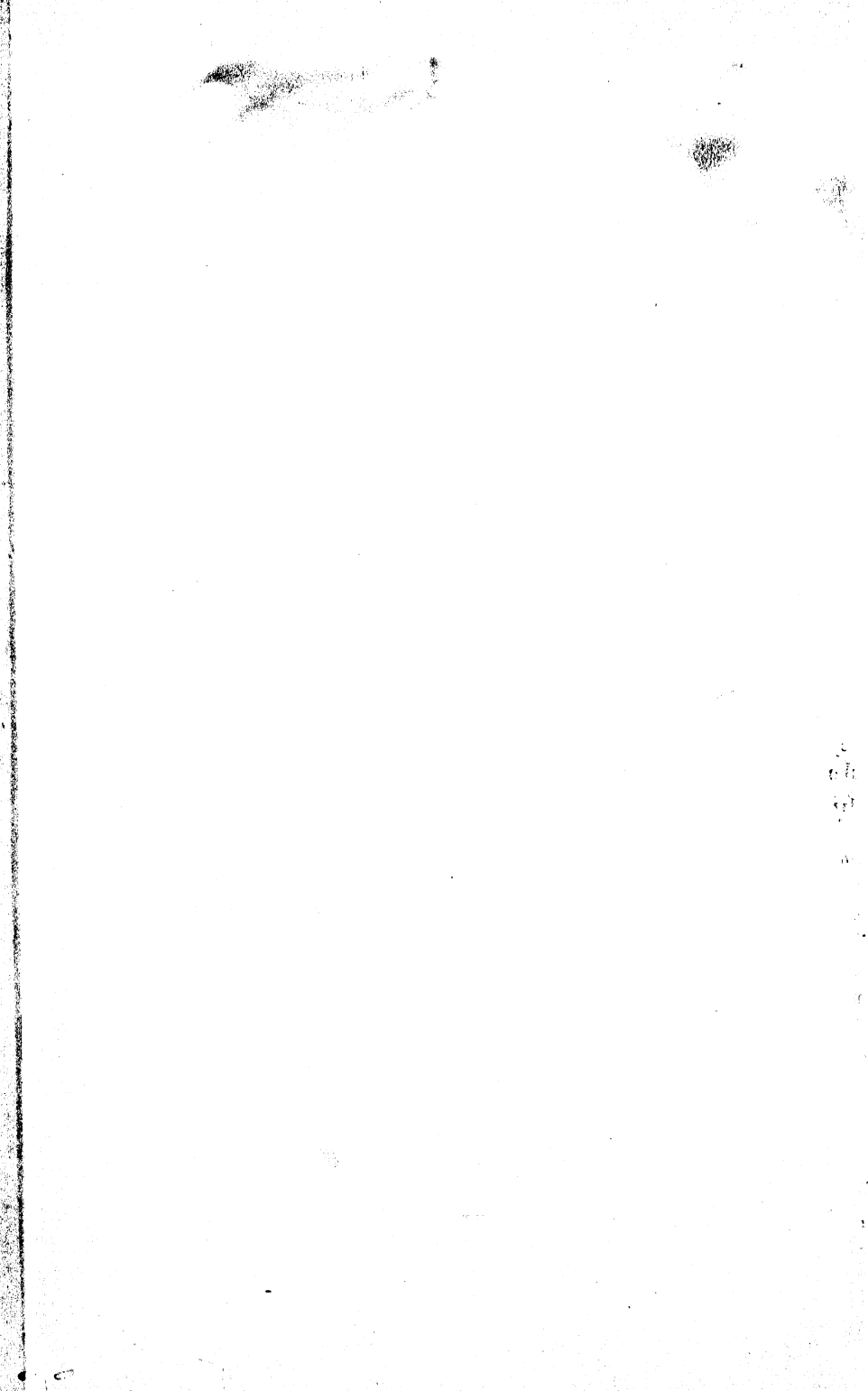
(Ausgegeben 27. Oktober 1934.)

Konrad Herter, Studien zur Verbreitung der europäischen Igel ( <i>Erinaceidae</i> ). Mit 1 Tafel und 10 Abbildungen im Text . . . . .	313
Herbert Kaltenbach, Die individuelle, ökologische und geographische Va- riabilität der Wüstenschnecken <i>Eremina desertorum</i> , <i>hasselquisti</i> und <i>zitteli</i> . Mit 7 Abbildungen im Text. . . . .	383
K. Friederichs, Das Gemeinschaftsleben der Embiiden und Näheres zur Kenntnis der Arten. Mit 13 Abbildungen im Text . . . . .	405
Ilse Rensch, Systematische und tiergeographische Untersuchungen über die Landschneckenfauna des Bismarck-Archipels. I. Mit 1 Karte und 14 Abbildungen im Text . . . . .	445
Referate: F. Werner, Scorpiones, Pedipalpi . . . . .	489
B. Rensch, Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien . . . . .	489
W. Meise, Die Vogelwelt der Mandschurei . . . . .	490

## 4. Heft.

(Ausgegeben 20. Dezember 1934.)

R. Mell, Chekiang als NO-Pfeiler der Osthimalayana (auf Grund von Lepi- dopterenökologie und Verbreitung). Mit 6 Abbildungen im Text . . . . .	491
Walter Klie, Zur Kenntnis der Ostracoden-Gattung <i>Limnocythere</i> . Mit 19 Abbildungen im Text . . . . .	534



## On the evolution of Aphids.

By

A. Mordvilko, Leningrad.

With 38 figures.

The origin of plant-lice (*Aphidodea*) apparently arises to the Palæozoic time. In 1926 TILLYARD described some *Homoptera* from Kansas Permian beds, three of which he placed in the family *Arche-scytinidae*, and referred to the *Auchenorhyncha* and one, *Permopsylla americana*, to the fam. *Permopsyllidae*, that means he found it closely related to the now living *Psyllodea*. These Permian *Homoptera* (fig. 1 A, B, p. 2) were comparatively small insects with forewings from 7—11.2 mm. in length, the wing of *Permopsylla americana* (fig. 1 C, p. 2) even only 3.2 mm. They have much in common. In the venation of the forewings they all have an elongated pterostigma (*pt*) enclosed proximally by the subcosta and the radius ( $R_{1a}$ ) and from behind and distally by the radius ( $R_1$ ); a long sector radii (*Rs*) separated from *R* before the pterostigma, and a media (*M*) beginning almost together with the anterior cubitus ( $Cu_1$ ) or even fusing with it in the proximal part; *M* three-branched ( $M_1$ ,  $M_2$  and  $M_{3+4}$ );  $Cu_1$  two-branched ( $Cu_{1a}$  and  $Cu_{1b}$ ). All have a posterior cubitus ( $Cu_2$  or vena dividers), separating the posterior region of the wing—anal area or clavus. *Permoscytinidae* (fig. 1 A and B) have in this latter two anal veins: 1st analis (1 A) and 2nd analis (2 A). In *Permopsylla* (fig. 1 C) the anal area of the wing is damaged. Between *RS* and *M* and between  $M_{3+4}$  and  $Cu_{1a}$  there are two connecting cross veins. In the Australian *Permopsyllidium mitchellii* Till. pterostigma is short, and only one cross vein, between *Rs* and  $M_{1+2}$  is present. But for the connecting cross veins, we should have here a wing almost of the plant-lice type, especially in the case of the Australian *Permopsyllidium*. From all recent *Homoptera* only in Aphids a well developed pterostigma is conserved (it can also be seen in some *Psyllodea*), but in Aphids *Rs* separates from *R* not before the pterostigma, but from its rear distal

corner, and only in *Mindarus* Koch (fig. 2) and Jurassic *Genaphis valdensis* Brodie (fig. 3) it separates from *R* at the proximal end of *pt* (pterostigma). *M* in aphids fuses with *R* on a considerable stretch and sometimes even comes up to the pterostigma, whereas in *Hormaphis* Osten-Sacken, in

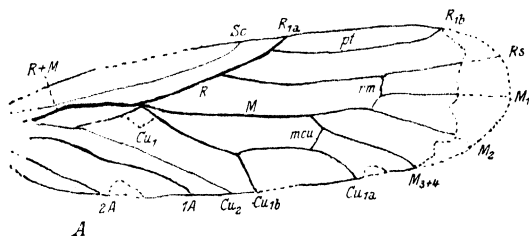


Fig. 1 A. Tegmen of *Archescytina permiana* Till. Length 7 mm. Missing parts are indicated by broken lines. 1A, first anal; 2A, second anal;  $Cu_1$ , first cubitus, with distal branches  $Cu_{1a}$ ,  $Cu_{1b}$ ;  $Cu_2$ , second cubitus (*vena dividens*), separating clavus from rest of tegmen; *M*, media;  $M_1$ ,  $M_2$ ,  $M_{3+4}$ , its three branches; *mcu*, medio-cubital cross vein; *pt*, pterostigmatic area; *R*, radius;  $R_1$ , its main stem, with distal branches  $R_{1a}$ ,  $R_{1b}$  bounding the pterostigma; *Rs*, radial sector; *rm*, radio-medial cross-vein; *Sc*, subcosta.

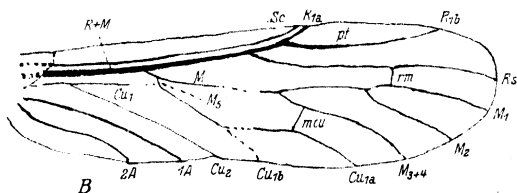


Fig. 1 B. Tegmen of *Permosecytina kansasensis* Till. Length 11.2 mm. Lettering as in fig. 1 A, except  $M_s$ , posterior branch of *M* connecting with  $Cu_1$ .

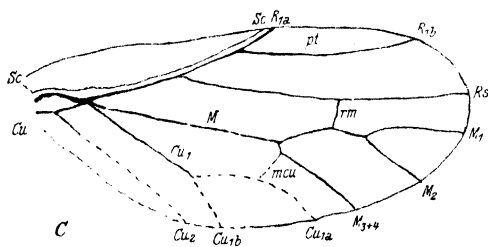


Fig. 1 C. Tegmen of *Permopsylla americana* Till. Length 3.2 mm. (After R. TILLYARD 1926.)

some other *Hormaphidina*, and some other aphids its proximal end comes still closer to  $Cu_1$ , in *Hormaphis hamamelidis* Fitch, *H. betulae* Mordv. even almost fuses with its proximal end (fig. 4). In the above mentioned Permian Homoptera, viz. *Archescytinidae* and *Permopsyllidae*, both branches of the anterior cubitus ( $Cu_1$ ) fuse in the proximal region and so that common branch thus forming a fork ( $Cu_{1a}$  and  $Cu_{1b}$ ). Some-

thing similar, however, may be observed in some now living plant-lice, e. g. in *Hormaphis betulae* Mordv. (fig. 4), *Doraphis populi* Mats. et Hori, *Pemphigella cornicularia* Pass., various *Phylloxerinae* (fig. 16, p. 16) and

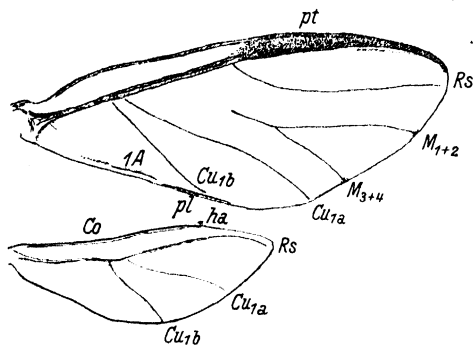


Fig. 2. Wings of *Mindarus abietinus* Koch (Petershof 20. VI. 1921). Forewing 2.6 mm. Lettering as in fig. 1, except *pl*, fold (plica) on the hind margin of the forewing; *ha*, hooklets (here two) (hamuli) on the fore margin of the hindwing; *Co*, costa.

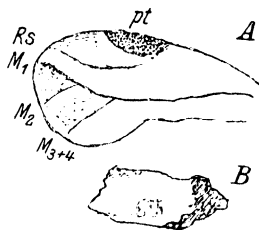


Fig. 3. *Genaphis valdensis* Brodie (from G. BUCKTON IV. 1883, pl. CXXII, fig. 4, 5 after BRODIE). A, Forewing; B, shows specimens (wing and insect) in the matrix of the natural size. Purbeck limestone.

others; yet in general in aphids both branches of  $Cu_1$  are given off from the common longitudinal stem ( $Sc_2 + R + M$ ) each one separately,

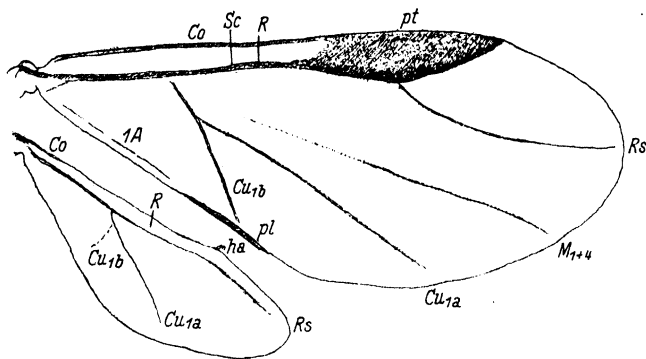


Fig. 4. Wings of *Hormaphis betulae* Mordv. (South Ural mountain chain, nearly Myass; 30. VIII. 1930). Forewing 2.13 mm. *Co*, costa; *Sc*, subcosta; *R*, radius; *pl*, plica; *ha*, hamuli (hooklets).

the short common branch having been fused with  $Sc + R + M$  (e. g. fig. 2).

Recent plant-lice in general have no connecting cross veins; as far as I know, no author mentioned them. The ancestors of plant-lice, however, undoubtedly possessed these cross veins, and even in recent aphids they are not quite vanished yet. In a colony of *Asiphum tremulae*



Deg., collected 21. VI. 1929 in the vicinities of Minsk upon *Populus tremula*, from 70 alate emigrants, 9 specimens were found which had connecting cross vein between  $M_{3+4}$  and  $Cu_{1a}$ , either on one forewing, or on both (in 2 specimens) (fig. 5). From 600 specimens of winged

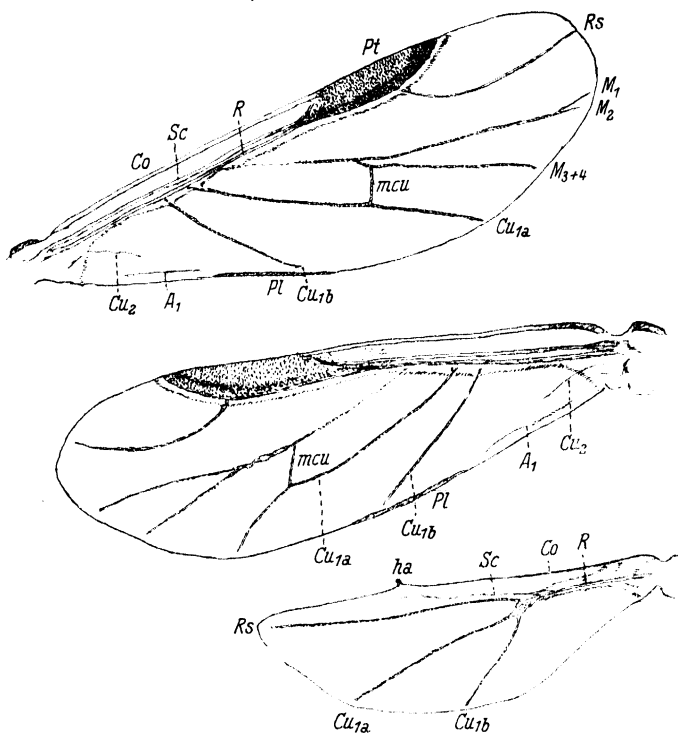


Fig. 5. Wings of *Asiphum tremulae* Deg. (vicinities of Minsk 21. VI. 1929). Forewing 4.17—.140 mm., hindwing 2.60—.086. Lettering as in fig. 1 and 2.

*A. tremulae* collected in Chibins upon the Kola peninsula (20.—25. VII. 1931) 73 (that is about 12%) proved to have a cross vein (*mcu*) upon one of the two forewings. From the total of 100 winged *Pachypappa vesicalis* Koch, collected 6.—8. VI. 1924 on *Populus alba*, in the vicinities of Leningrad (Petershof), 6 specimens proved to have a cross vein between  $M_{3+4}$  and  $Cu_{1a}$  (on one of the two forewings). From 20 alate *Cerataphis* sp. (fig. 6), collected by Mr. GR. BONDAR in Bahia state (Brasil) on the leaves of palms, 2 specimens proved to have a cross vein *mcu* (on one of the two wings). It is possible that cross veins will

be also found in some other ancient aphids<sup>1</sup>). The cross veins in aphids are certainly not abnormalities, but not quite vanished yet traces of cross veins, upon the forewings of plant-lice, which prove that in their ancestors cross veins were a normal phenomenon and played a certain part in the mechanism of the wing. In case when the wing is rather large, and the veins pass almost towards the apex along the wing, and at the same time on the margin of the wing there is no strong bordering vein, as in recent *Auchenorhyncha* and *Psyllodea*, then the connecting cross veins give a certain solidity to the wing; with the decrease of the wing in size, decreases the necessity in connecting cross veins, and in

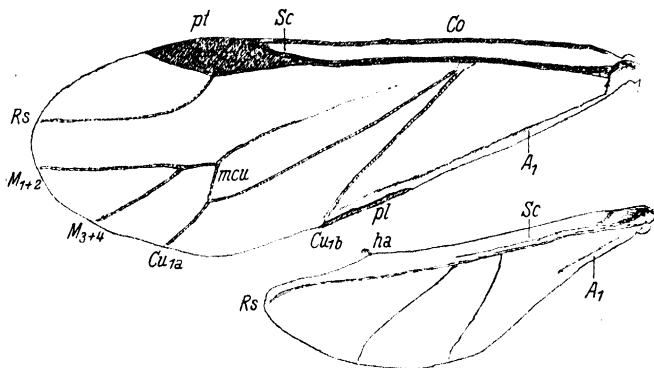


Fig. 6. Wings of palm *Cerataphis* sp. (Brasil, Bahia state). Forewing 2.08—0.73, hindwing 1.37—0.41.

*Permopsyllidium* (wing 3 mm. in length) only one cross vein remained, viz. that between *Rs* and *M*. In aphids the comparative solidity of the forewing is apparently due to the strengthening of *R* and the fact that the free ends of *M* and *Cu*<sub>1</sub> are directed not to the apical margin, but slantingly backwards. Still as a rare exception connecting cross veins occur in now living aphids. However we must have in view here, that the genera *Asiphum* Koch and *Pachypappa* Koch are the most primitive of all now living *Pemphigea* or even may be of all *Pemphiginae*, and that is why it is most natural to meet here traces of connecting cross veins. Likewise *Hormaphidina* represent a very ancient group of *Callipterinae*.

The living forms of aphids have wings strongly narrowing in the proximal direction, with which fact the reduction of the anal area or clavus must certainly stand in close connection. In some aphids (e. g.

<sup>1</sup>) G. WELLENSTEIN (1930) depicts one wing of *Cinara radiculicola* Well. with *mcu*.

*Asiphum tremulae* Deg.—fig. 5, *Prociphilus bumeliae* Schr.), however, the proximal part of a tender posterior cubitus ( $Cu_2$ ) or rather a hint of a vein apparently may be observed, it bounds on the rear a small anal area carrying one analis vein, or its trace, probably 1A. The posterior cubitus fails usually, but the anal vein is very constant. The reduction of the anal area in aphids' wings is due not to the decrease of the wing dimensions (in *Longistigma caryae* Harris, the biggest of the existing aphids, the forewing is 7—8 mm. in length—fig. 36, p. 39), but to the intense narrowing of the wing's proximal region. In any case there is no substantial difference between the forewings of *Archescytinidae* or *Permopsyllidae* on one side, and those of *Aphidodea* on the other, and if the above mentioned Permian *Homoptera* cannot possibly be considered to be direct ancestors of aphids, they, in any case, are of the same origin, in other words: the ancestors of the now living aphids existed already in the Permian period, at least. I, personally, do not see anything that would oppose considering *Archescytinidae* or *Permopsyllidae* as ancestors of plant-lice.

The wings of aphids resemble the wings of the above mentioned Permian *Homoptera* much more than those of *Psyllodea* do. At any rate the evolution of the wings of aphids and of psyllids proceeded in different directions from the very beginning. In the wings of aphids the mechanical support was transferred to the foreside and especially to the radius, the latter getting strengthened by the subcosta in front and by *M* and the common part of  $Cu_1$  behind. Subcosta either bounds proximally the pterostigma (*Fordea*, *Pemphigea*), or not, being fused with the radius (e. g. *Monaphis* Walk., *Eucraphis* Walk.). Thus from the original venation of the Permian *Homoptera*, aphids kept up: the pterostigma, yet the place of the beginning of *Rs* was removed in the distal direction at first to the beginning of the pterostigma (*Genaphis valdensis* Brodie, *Mindarus* Koch), later on towards its middle (in most aphids), and lastly to its end (*Cinarinae* (fig. 12 p. 13); besides remained: a three-branched *M*, two-branched or usually double anterior cubitus; the anal area was reduced, and only one anal vein remained rather constant in it. In *psyllids* (fig. 7) the solidity of the wing was attained because all the veins, beginning with *R* and *Rs* began to curve up to the edge of the wing, so that till the anal area it got bordered by a continuous solid vein; in turn the inside membrana of the wing is supported by a strong media and anterior cubitus, both ending by forks. Pterostigma either completely vanished or was reduced to a narrow curved stripe bound from behind by *R* and proximally sometimes by

the rudiment of subcosta (posterior) (e. g. in *Psylla cytisi* Puton—cp. K. Šulc 1910, p. IV) or by nothing at all (in most psyllids);  $M$  lost one branch (in other words:  $M_1$  and  $M_2$  fused completely), yet the original outset of  $R_s$  and that of  $M$  and of  $Cu_1$  from subcosta + radius, remained,  $M$  and  $Cu_1$  departing from  $R$  by a common vein trunk or separately. In the anal area remained the posterior cubitus ( $Cu_2$ ) and two analis, 2nd analis, however, being weak and short, is limited by the proximal portion only, 1st analis passing almost on the posterior margin of the anal area, almost reaches  $Cu_2$ .

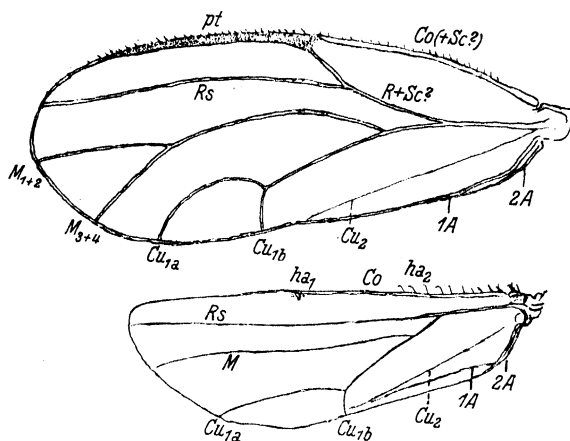


Fig. 7. Wings of *Psylla alni* L. Forewing 4.14—1.64, hindwing 2.94—1.00. Lettering as in fig. 1, except  $ha_1$ , a distal hooklet;  $ha_2$ , proximal hooklets.

Is the strongly expressed narrowing of the wing of aphids towards their proximal end in any way connected with the mode of joining the fore- and hind-wings during the flight?

On the frontal margin of the hind wing of aphids, almost opposite to the end of  $Cu_{1b}$  in the forewing, there is a group of hook-shaped bristles (2—6), grappling into a fold on the forewing. *Psyllodea* have another mode of joining the wings, that has been certainly developed in these insects independently. They also have a fold on the posterior margin of the anal area of the forewing, but it almost does not reach the end of  $Cu_2$  (posterior), while in aphids it overlaps the end of  $Cu_{1b}$ . And on the anterior margin of the hind wing *Psyllodea* have a certain member of stiff bristles, bent on the end (fig. 7  $ha_2$ ), which probably clasp into the folded posterior margin of the anal area of the forewing (probably into the 1st analis passing on the margin), and still farther

in the distal direction, at a little distance from the anterior margin there is a hook-shaped bristle ( $ha^1$ ), the end of which is turned in the direction opposite to that in which more proximal bristles are bent. This bristle catches at the fold of the forewing, situated just opposite to it. Thus in *Psyllodea* the mode of joining the wings is quite different from the one the aphids have. The *Auchenorrhyncha* (*Cicadidae*, *Fulgoroidea*, *Membracidae*, *Cercopidae*) have again a different mode of joining the wings when flying. In the forewings on the posterior margin of the anal area they have a fold, its free margin directed forwards, distally it almost reaching  $Cu_2$ , and on the anterior margin of the hind wing there is a small short or elongated fold or a membraneous outgrowth, its free margin directed backwards. During the flight this fold or projection of the hind wing catches at the posterior fold of the fore-wing.

From the upper jurassic beds of Purbeck (Great-Britain) a small aphid (2 mm. in length) *Aphis valdensis* Brodie (fig. 3, p. 3) was described; A. HANDLIRSCH stated (1908) the genus *Genaphis* for it. On its forewing a pterostigma is seen, from the proximal end of which a large *Rs* is given off; subcosta and radius are not represented or rather to say they were not perceived; somewhere in the proximal region of the wing a common vein trunk gives off a three-branched *M*; cubital veins are not shown (the wing seems to have been curved or crumpled). The outsets of *Rs* and *M* remained of ancient relations.

Only a few fossil aphids have been described and depicted; they come mostly from Prussian amber (lower oligocene), then from miocene of Radoboj (in Croatia), from the Florissant basin of

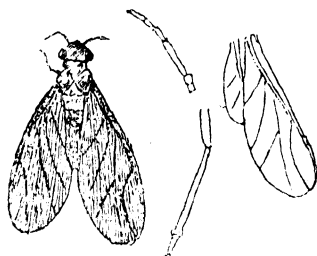


Fig. 8. *Aphis (Mindarus) transparent* Germ. (Prussian amber, after GERMAR).

Colorado (miocene). For the evolution of forms these fossils do not give almost anything: in oligocene existed now living genera and even species, for instance *Aphis transparent* Germar (fig. 8) from Prussian



Fig. 9. *Aphis (Greenidea?) macrostyla* Heer. 3.8 mm., forewing 4.12 mm., siphons 1.9 mm. After HEER.

amber is a *Mindarus*, which it is, besides, almost impossible to distinguish from *M. abietinus* Koch (fig. 2). If, however, tertiary fossil aphids were better studied we could judge of the former distribution of their genera or even species. I, for instance, believe that *Aphis macrostyla* Heer (fig. 9) from Radoboj miocene is a *Greenidea* Schout. (last 7—9th segments

of abdomen shortened, siphones seeming to be set on the end of abdomen); *Aphis longicaudatus* Millière from the vicinities of Ambérieux (Ain,—France) also seems to belong to the *Greenideinae*. The subfamily *Greenideinae* is at present distributed in South-Eastern Asia, reaches Australia on the South (G. HARDY 1931) and Japan on the North, and two species (*Greenidea kuwanai* Pergd. and *Paratrichosiphum tattakanum* Takah. ?—fig. 10) feeding on oaks comes as far as Manshurina and Amur district. *Greenideinae* live

on young sprouts and on the lower surface of leaves of *Quercus*, *Ficus*, *Artocarpus* and some other trees, and as in Tertiary and especially in low tertiary time many South-Eastern Asiatic oaks and also *Ficus* and other trees existed in Europe, and *Artocarpus* in the cretaceous time even as far as Greenland, there would be no wonder, were the *Greenideinae* found in tertiary beds in Europe. From the Florissant basin of Colorado (miocene) some aphids have been described, some of which, as for example *Anconatus dorsuosus* Buckt., *Schizoneuroides scudleri* Buckt. are the

*Mindarus* from *Abies* and *Picea*, at present widely distributed in Holarctic especially on *Abies*. Certainly, the formerly described fossil aphids must be again reexamined by up-to-date specialists. Some forms from the Prussian amber are already described by A. Baker (1922).

Some genera of the recent aphids are of great antiquity. In 1930 I suggested that the *Neophyllaphis* Takah. (subf. *Callipterinae*, tribe *Callipteræ*, subtr. *Neophyllaphidina*) is in its age contemporaneous to *Podocarpus*, that is that, if only it will be found in all those countries where *Podocarpus* now occurs it will mean that it has existed from the jurassic time, at least. R. TAKAHASHI stated this genus for Japan,

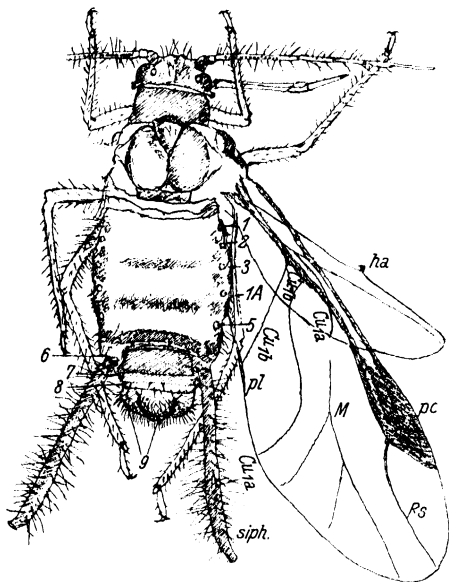


Fig. 10. Female of *Paratrichosiphum tattakanum* Takah. ? (Echo, Manshurina, 21. VIII. 1926, on *Quercus mongolica*). 2.73—1.13 mm.; forewing 3.24—1.16 mm., hindwing 2.06—0.53 mm., siphons 1.61 mm. 1—9 segments of abdomen; 6th—8th abdominal segments are shortened; siph., siphons (cornicles).

China, and Formosa, and from the annual Report of E. HARDY (Brisbane) 1930 and from his letter to myself from November, 13th 1930, and from his article 1931 as well I learned that the *Neophyllaphis* (*podocarpus*?) exists also in Australia, and shows there the same peculiarities of reproduction that were observed in Japan by TAKAHASHI<sup>1</sup>). *Neophyllaphis* may possibly be found on *Podocarpus* also in South-Africa and South-America. In the tertiary period the genus *Podocarpus* existed in Europe as well, in its southern parts, at any rate (cp. W. SCHIMPER 1870—72, p. 353), and *Neophyllaphis* might penetrate there with *Podocarpus*. (The wings of *Neophyllaphis* show the type of venation common to all aphids, on the fore-wings *M* is twice forked or three-branched. A short almost ball-shaped cauda is characteristic. The eyes of apterous virgins are 3 facettet tubercles.)

The small subfamily of *Setaphidinae* is in its distribution bound to the southern continents, and only in Eastern Asia goes up northward as far as Japan and Corea. Tribe *Setaphidea*: genus *Setaphis* v. d. Goot: *S. lutea* v. d. G. is met in Java, *S. viridis* v. d. G. in Java, in the Malayan peninsula, and in China, *S. formosana* Takah. in Formosa, *S. bougainvillae* Theobald (1920) in Central Africa (Uganda); genus *Brasilaphis* Mordv. (*Br. bondari* Mordv. — fig. 11) in Brazil. Tribe *Cervaphidea*: genus *Cervaphis* v. d. G. in Japan, Corea, Formosa, and Java; genus *Anomalaphis* Baker (1921) (*A. comperei* Perg.) in Australia (upon *Acacia* and *Eucalyptus*). The group could have spread like this only at the time when the southern continents formed one unit—Gondwana.

I pointed out already (1928) that the *Chermesinae* completed the evolution of cycles and their evolution in general as well, as far back as the cretaceous period, as at that time their secondary hosts (*Abies*, *Tsuga*, *Pinus*, *Larix*) existed already. Had the *Chermesinae* not accomplished the evolution of their cycles on their primary host (*Picea*), before their secondary hosts appeared they could then pass over to these

<sup>1</sup>) In Japan (and in Australia) *N. podocarpus* Takah. shows some primary peculiarities of reproduction, viz: from May till November (in Japan) on the needles of *Podocarpus* winged females and males appear, yet simultaneously with them winged and wingless virgins develop (according to TAKAHASHI fundatrices and sexuparae are only wingless). It is not yet clear whether the eggs laid by females must necessarily hibernate, or whether during the same summer fundatrices may develop from the eggs laid at the beginning of summer, this would be a relic of original relations, when during one season several winged bisexual generations developed. In the island Formosa the bisexual generation falls out entirely, but this is a peculiarity common to all aphids in tropical regions.

latter with all their generations and no heteroecy could arise. *Phylloxerinae* are undoubtedly related with *Chermesinae*, but they had, probably, differentiated from their common ancestors even before the time when *Chermesinae* accomplished the evolution of their generation cycles, that is, at any rate, before their secondary hosts appeared.

Many aphids are very conservative and spread widely without forming any perceptible endemic peculiarities. Thus, *Mindarus abietinus* Koch occurs everywhere in Holarctic (on young sprouts of *Abies*), and so does *Tuberolachnus viminalis* Boyer de F. (on branches of some *Salix*).

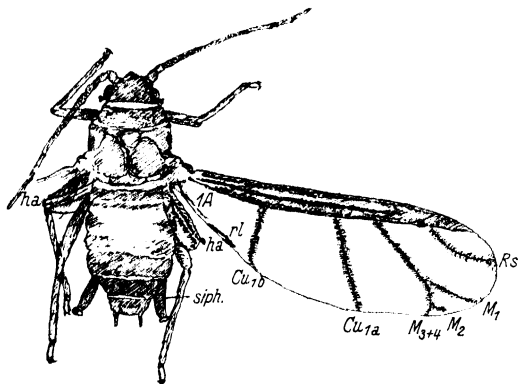


Fig. 11. *Brasilaphis bonduri* Mordv. 1.95—0.68 mm., forewing 2.60—0.65 mm., hindwing 0.41—0.11 mm. (Brasil, Bahia state).

*Trifidaphis phaseoli* Pass. (either upon its primary host *Pistacia mutica*, in places where this latter still exists, and on the secondary hosts, viz. roots of different herbaceous *Dicotyledones*, or only upon these latter) is distributed from Turkestan and South Africa (Rhodesia—W. Hall 1932) and Egypt across the whole south-eastern and western Europe to Greenland, occurs in North America, has been found in Brazil and even in Argentine and also in Hokkaido (collected by Dr. M. Hori). *Forda formicaria* Heyd. (primary host *Pistacia terebinthus*, secondary—roots of *Gramineae*) is spread over the whole Holarctic. *Tetraneura ulmi* Deg. (primary host *Ulmus campestris*, *U. montana* and some others, secondary roots of *Gramineae*) is spread over the whole Palæarctic, occurs in Formosa, Java, Ceylon. *Siphonaphis fitchi* Sand. (primary hosts *Pomoideae*, secondary—*Gramineae*) is spread over the whole Holarctic. And so on.

We must think that different groups of aphids are in age contemporary to their most ancient hosts, but when new plants appeared in the



history of the Earth, aphids removed to them from the more ancient ones, if only these new hosts were suitable for them; and here in the course of time they differentiated first into new species, and then even to new genera and so on. Examples pertaining here will be analyzed later on.

There is as yet no commonly adopted system of aphids (*Aphidodea*), yet at present time it has become the subject of investigations of many authors (O. OESTLUND 1918, 1920, A. BAKER 1921, C. BÖRNER 1930) and more and more approaches the natural one. The subdivision into two families is commonly adopted, these are: *Chermesidae* (with their two subfamilies *Chermesinae* and *Phylloxerinae*) and *Aphididae*. *Aphididae* may be subdivided into several subfamilies: *Cinarinae* (*Lachninae*), *Anoeciinae*, *Callipterinae* (with tribes: *Mindarea*, *Callipterea*, *Thelaxea* (*Vacunea*), the last tribe having two subtribes: *Thelaxina* and *Hormaphidina*), *Aphidinae*, *Greenideinae*, *Setaphidinae*, *Pemphiginae* (with tribes: *Pemphigca*, *Eriosomea*, *Fordea*). I, so long, refer the genera: *Pterocomma* Buckt. and *Melanoxantherium* Schout. to *Callipterea* and place them together with the genera *Chaitophorus* Koch, *Chaitophorinella* v. d. Goot; the genera *Pterochlorus* Rond. and *Pterochloroides* Mordv. to the *Cinarinae*, and the genus *Phloeomyzus* Horvath to the *Pemphiginae* (subtr. *Phloeomyzea*). C. BÖRNER's system (1930) differs somewhat from the one given above, and the system suggested by A. BAKER (1921) is still more different.

Most of the authors used formerly to unit the aphids, psyllids, *Aleurodidae* and *Coccidae*, in one group *Sternorhyncha* as opposed to the group *Auchenorhyncha*. But already in 1908 A. HANDLIRSCH considered these families as independent groups each of them equal to *Auchenorhyncha*, and was absolutely right in doing so, as everything is different in these groups: wings, eyes, antennae, legs, especially tarsus, last segments of abdomen in males and females, etc. In general a natural group *Sternorhyncha* does not exist; each division of this group must be considered as separate group of equal value with *Auchenorhyncha*: *Aphidodea*, *Psyllodea*, *Aleurododea*, *Coccoidea*.

After these preliminary remarks, I pass to the evolution of different peculiarities and different groups of aphids.

The evolution of the wings in aphids proceeded in connection partly with the narrowing of their proximal region, and partly with the reduction of its dimensions; the last circumstance is especially obvious

on the hind wings, which are considerably smaller than the forewings and sometimes reduced to little narrow plates (fig. 11, p. 11). The narrowing of the proximal region of the forewing brought about the reduction of the anal area: it is sometimes possible to see the posterior cubitus ( $Cu_2$ ), rather as a hint of a vein and as an exception, in the form of a short thin light line, going somewhat obliquely backwards from the base of the wings (as for example in *Asiphum* Koch—fig. 5, p. 4, *Pachypappa* Koch, *Prociphilus* Koch), and behind near the margin of the wing a rather constant analis (1A) or its rudiment passes. The narrowing of the proximal region of the forewings may possibly be

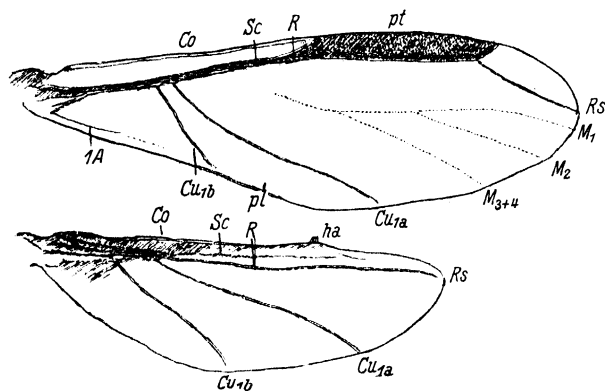


Fig. 12. Wings of *Cinara pinicola* Kalt. Forewing 4.90—1.64 mm. (on *Picea excelsa*, Czechoslovakia). Lettering as in fig. 1 and 2.

connected also with the fact that  $R_s$  and  $M$  fuse with the radius ( $R$ ) on a constantly increasing distance, and thus considerably strengthen the frontal frame of the wing and particularly its proximal portion. In Permian *Archescytinidae* and *Permopsyllidae*  $R$  gave off  $R_s$  much before the pterostigma; in *Genaphis valdensis* Brodie (fig. 3, p. 3) (Jura) and *Mindarus* Koch (fig. 2)  $R_s$  separates from the proximal end of the pterostigma; and in most of now living aphids it goes off from the rear distal corner of pterostigma; in most of *Cinarinae* (*Lachninae*) (fig. 12) it separates from the distal end of the pterostigma, its free end being straight and very short. Originally  $M$  separated from  $R$  near the proximal end of  $Cu_1$  or even fused with its proximal portion; a case of this kind, where  $M$  separates partly together with  $Cu_1$ , may be observed in *Hormaphis* (fig. 4, p. 3) and in some other *Hormaphidina*; in many *Pemphiginae* the proximal end of  $M$  almost reaches the base of  $Cu_1$ ; but already in *Thelaxina* (same tribe with *Hormaphidina*)  $M$  separates

from  $R$  near or even in the proximal part of the pterostigma; the same we find in *Phloeomyzus passerinii* Sign. (*Pemphiginae*) (fig. 13) and in some other aphids. In other aphids we see different intermediary states. Both branches of  $Cu_1$  also join  $R$  on a certain distance. And as the places of separation of the common trunk of 1st cubitus or its branches

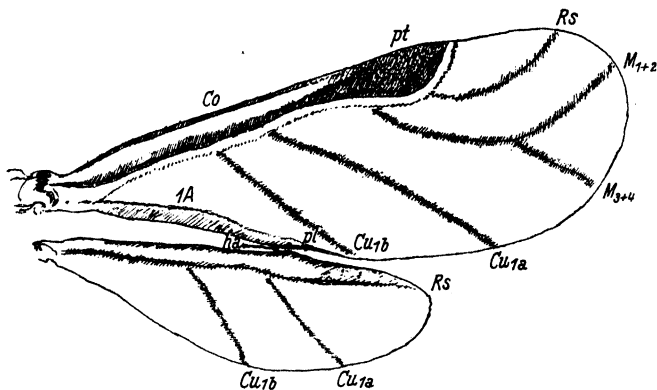


Fig. 13. Wings of *Phloeomyzus passerinii* Sign. Forewing 1.81—0.78 mm., hindwing 1.33—0.44 mm. (Leningrad 23.—25. VII. 1921). Hindwing having only 1 hooklet (*ha*) on the front margin.

and that of  $M$  move further and further in the distal direction, their free parts become straighter and straighter. This may be observed in many *Callipterina* (*Callipterus* Koch—fig. 14 and other genera related with it), *Thelaxina*, various *Aphidinae*, *Phloeomyzus* Pass. (fig. 13).

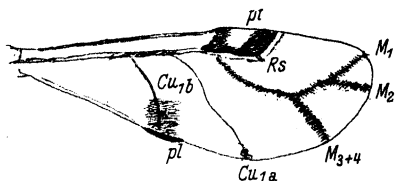


Fig. 14. Forewing of *Callipterus platani* Kalt. 2.50—0.92 mm. (Warsaw, on leaves of *Ulmus pedunculata*; 9. VI.).  $R_s$  is undeveloped.

The common trunk of  $M_1$  and  $M_2$  goes sometimes parallel to the anterior and posterior margins of the wing, then  $M_1$  turns obliquely forwards, passes by  $R_s$ , and  $M_{3+4}$  turns somewhat slantingly backwards. In such

cases  $R_s$  is very much reduced (as in many *Callipterina*) or even vanishes entirely, as for instance in *Subcallipterus alni* Deg. upon the leaves of *Alnus incana* and *S. maculatus* Heyd. (*alni* of different authors) upon the leaves of *Alnus glutinosa*, more seldom *A. incana*, *Calaphis betulella* Walsh, *Callipterus platani* Kalt. (fig. 14) (leaves of *Ulmus pedunculata* and other), *Echinaphis ussuriensis* Mordv. (leaves of *Juglans manshurica*, Ussurian district). In that case  $M_1$  plays the part of  $R_s$ , which shows that even individual veins fulfill certain mechanical function.

In cases when  $Cu_{1a}$  is nearly parallel to  $Rs$ ,  $M$  almost loses its importance and becomes thin and tender (in different *Cinarea* from *Coniferae*—fig. 12, p. 13), or undeveloped in its proximal portion (*Tramea*, different *Pemphiginae*—fig. 17, p. 17, except *Phloeomyzus* Horvath, and others). The weakening of the part played by  $M$  induces the reduction of its branches: first  $M_1$  and  $M_2$  fuse, and  $M$  becomes two-branched (some but not all *Tramea*; from the *Pemphiginae*: *Eriosoma* Leach, *Colopha* Monell, *Asiphum* Koch—fig. 5, p. 4, *Pachypappa* Koch and others), then all branches of  $M$  fuse together and it becomes simple (*Gobaishia* Mats., *Tetraneura* Hart.—fig. 17, p. 17, *Thecabius* Koch, *Prociphilus* Koch, *Pemphigus* Hart., all the *Fordea*—fig. 38, pp. 50—51). In wings of *Stomaphis* Buckt. that are somewhat narrowed in general and particularly towards the apical end,  $M_1$  and  $M_2$  first come near to each other, leaving only a small fork (*St. quercus* L.), and later fuse till the end (*St. bobretzkyi* Mordv. on *Populus*).

The reduction of the  $M$  branches stands often in connection with nothing else but the diminishing in size of wings and may be observed in various groups of aphids. In *Cinarea* from *Coniferae*, as it was already pointed out,  $M$  becomes thin and tender, but in bigger forms it is nevertheless two- or three-branched, it is two-branched in smaller ones, as *Cinara costata* Zetterst. (*farinosa* Cholodk., upon branches of *Picea*), *Schizolachnus tomentosus* Deg., *Essigella californica* Essig, *Eulachnus agilis* Kalt. (upon the needles of *Pinus*), finally in the tiny (1.48—0.60) North American *Unilachnus parvus* Wilson (on the needles of *Pinus virginiana* and *P. rigida* in Columbia) and the Formosan *U. orientalis* Takah. (2.2 mm.) (on the needles of *Pinus* sp.)  $M$  is simple. In *Trama ranunculi* Guercio and sometimes in *Tr. radialis* Kalt.  $M$  is three-branched and in others two-branched. In the subfamily *Callipterinae* in *Callipterea*  $M$  is usually three-branched yet, but in the genus *Tamalia* Baker (1.50—1.70 mm.) it is two-branched; in *Mindarea* (1.50—2.40 mm)  $M$  is two-branched; as regards the *Thelaxea* (*Thelaxes* Westw., *Glyphina* Koch—1.25—1.75 mm.) it is two-branched as well as in *Hormaphidina*: *Astegopteryx* Karsch, *Glyphinaphis* v. d. Goot, *Cerataphis* Licht., yet in *Hormaphidina* it is undeveloped in the proximal portion, though it is directed towards the base of  $Cu_{1a}$ ; in *Hormaphis* Osten-Sacken  $M$  is simple. In the subfamily *Aphidinae*  $M$  is usually three-branched, but in the genera: *Toxoptera* Koch, *Sanbornia* Baker, *Yamataphis* Mats. it is two-branched; in *Siphonaphis* v. d. Goot (*S. padi* L. upon *Padus* and *Gramineae*, *S. fitchi* Sand. on *Pomoideae* and *Gramineae*) we can

clearly observe the transformation of the three-branched  $M$  into a two-branched one: branches  $M_1$  and  $M_2$  fuse on a long distance, only a small fork remaining, but often these 2 branches of  $M$  fuse to the end. In *Greenideinae*  $M$  is three- or two-branched. In comparatively small *Setaphidinae*  $M$  is two-branched. On the forewing of *Chermesidae*, the smallest of all aphids

(0.75—1.70 mm.) we see only 3 simple oblique veins: in *Chermesinae* (fig. 15)  $R_s$  is present, but  $M$  is lost, in *Phylloxerinae* (fig. 16) on the contrary,  $R_s$  seems to be lost and  $M$  remained. Thus, the small forewing of *Chermesinae* bears

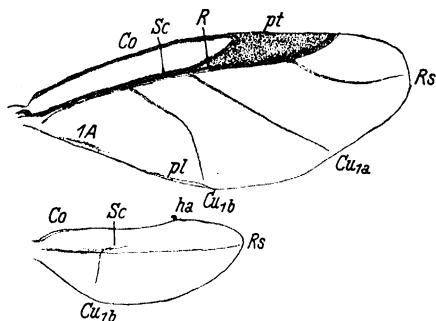


Fig. 15. Wings of *Chermes abietis* L. (monoeca). Forewing 1.67—0.51 mm. (Govern. Pskov. 30. VIII. 1903).

only 3 simple oblique veins: in *Chermesinae* (fig. 15)  $R_s$  is present, but  $M$  is lost, in *Phylloxerinae* (fig. 16) on the contrary,  $R_s$  seems to be lost and  $M$  remained. Thus, the small forewing of *Chermesinae* bears

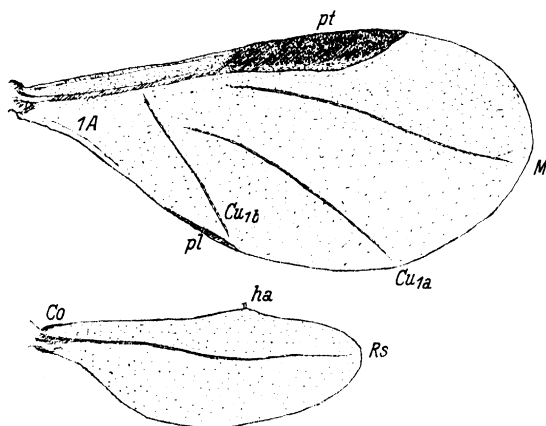


Fig. 16. Wings of *Phylloxera coccinea* Heyd. Forewing 1.13—0.61 mm., hindwing 0.82—0.32 mm. (Govern. Minsk, Jakim. Sloboda. 29. VII.—4. VIII. 1929).

a close resemblance to the larger hind wing of *Aphididae*, where  $M$  is also lost.

The hind wings of aphids are strongly diminished in size as compared with the fore wings, which circumstance caused a considerable reduction in their venation. Comparatively well developed veins are: the longitudinal vein ( $R$  and its continuation  $R_s$ ), going along the wing at some

distance from the frontal margin, and two branches of the anterior cubitus ( $Cu_1$ ), coming out of the longitudinal vein, each one separately, and only in a few cases, as for instance in *Hormaphis betulae* Mordv. (fig. 4, p. 3) fusing in their proximal ends and forming a fork. Very often, however, and especially on relatively more or less large wings costa may be noticed (fig. 2, 5, 12, 15), coming along the frontal margin of the wing, either only in the proximal region (fig. 15), or on a more considerable distance (fig. 12), but only seldom (fig. 36, p. 39) reaching the system of hooks (for grappling into the fold of the forewing); subcosta passes before the radius, first coming near or close to the latter and then separating from it and going almost in the middle between the frontal margin and *R*. Pterostigma vanished on hind wings entirely as well as *M*. In the anal area it is impossible to distinguish anything.

Such is the typical structure of aphids' hind wing; but the diminution of the wing dimensions causes also a further reduction of the venation

of hind wings. First of all vanishes one of  $Cu_1$  branches, viz.  $Cu_{1b}$ , the nearest to the base of the wing. Thus in the tribe *Eriosomea*: in *Eriosoma* Leach and *Gobaishia* Mats. both  $Cu_1$  branches are present, but in *Tetraneura* Hart. sometimes both branches are present, and sometimes only one, and this in one and the same species as for instance in *T. ulmi* Deg. (fig. 17); in *Colopha* Monell only one branch remained. In the tribe *Fordeae* on the hind wing there are usually two  $Cu_1$  branches (fig. 37, p. 48), but in the small genus *Aploneura* Pass. both branches are present in *A. ampelina* Mokr., and in *A. lentisci* Pass. there are sometimes two, sometimes one, and sometimes the branch nearest to the base of the wing ( $Cu_{1b}$ ) obliterates in the distal portion only. In the subfamily *Callipterinae* both branches of  $Cu_1$  are mostly present on the hind wings, whereas in *Tripsaphis* Gillette (*Callaphis* Mordv. 1908) and

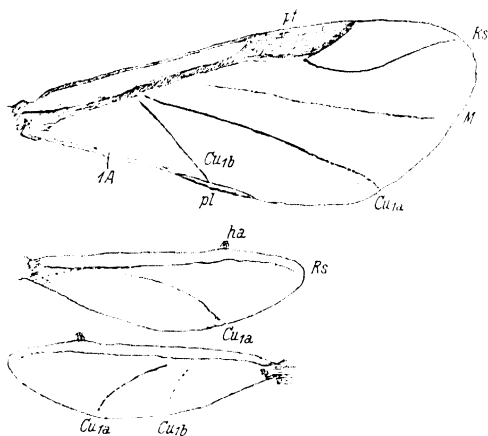


Fig. 17. Wings of an emigrant of *Tetraneura ulmi* Deg. (Warsaw, 22. VI. 1896.) Forewing 2.90–1.09 mm. One of the two hindwings having only one cubitus ( $Cu_{1a}$ ), another—both  $Cu_{1a}$  and  $Cu_{1b}$ .

*Saltusaphis* Theob. (tribe *Callipterea*)  $Cu_{1b}$  vanishes; in the tribe *Thelaxea*, in *Thelaxina* (*Thelaxes* Westw., *Glyphina* Koch)  $Cu_{1a}$  vanishes; as to *Hormaphidina* in *Astegopteryx* Karsch and *Cerataphis* Licht. both branches are present, the same mostly in *Hormaphis spinosa* Shim. and *H. betulina* Horv.; but in *H. hamamelidis* Fitch, and sometimes in *H. betulae* Mordv.  $Cu_{1b}$  is lost. In the subfamily *Aphidinae* there are usually both branches of the  $Cu_1$  in the hind wing, in *Sanbornia juniperi* Perg., however, only one is present; in the subfamilies *Cinarinae*, *Anoeiinae* there are two branches of the cubitus. In the subf. *Greenideinae* there are usually 2 cubitus branches on the hind wing, but in some

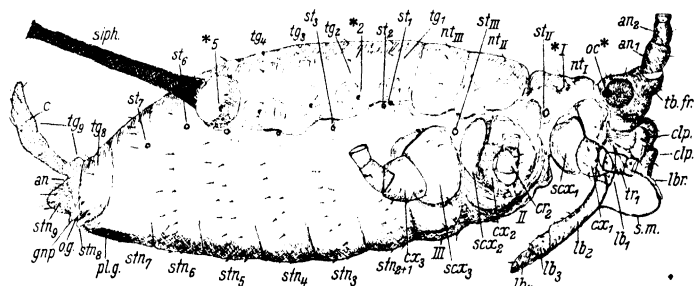


Fig. 18. Wingless summer virgo of *Macrosiphum rosae* L., lateral view. Head: *tb-fr*, frontal tubercle (one of the two); *an1*, *an2*, base of antenna (1st and 2nd antennal joints); *oc*, 3-faceted tubercle behind eye; *clp*, anteclypeus; *clp*, postclypeus; *lbr*, labrum; *lb1-lb4*, four segments of labium; *s.m.*, mandibular and maxillar setae.—Thorax: *nl1-nl3*, nota; *II-III*, 2nd and 3rd sterna (the first sternum is not visible in the figure); *scx*, *cx*, *tr*, subcoxa, coxa, trochanter; *st11-st13*, two thoracic stigmata; \*<sub>1</sub>, marginal tubercle.—Abdomen: *tg1-tg8*, terga; *stn2-stn8*, sterna; *st1-st7*, abdominal stigmata; \*<sub>2</sub>—\*<sub>5</sub>, abdominal marginal tubercles; *siph.*, siphons; *o.g.*, genital aperture; *gnp*, rudimentary gonapophyse (lateral outgrowth); *an*, anus; *c*, cauda.

*Greenideoida* v. d. Goot the hind wing is rather small and carries only one longitudinal vein,  $Cu_1$ -branches are entirely lost; the system of hooks is not on the very end of the wing, but at a small distance from it. In the subf. *Setaphidinae* (fig. 11, p. 11) the hind wing is reduced to a narrow plate, carrying a longitudinal vein, and a system of hooks almost on the very end; in *Anomalaphis* Baker, however, the system of hooks is situated at a certain distance from the end. Rudimentary hind wings carrying a longitudinal vein only are met with in the subf. *Aphidinae*, viz. in the genera; *Microparsus* Patch and *Pentalonia nigronervosa* Coquerel. In the small hind wings of *Chermesidae* besides the longitudinal vein there is only one branch of  $Cu_1$  (fig. 15, p. 16) and sometimes even it is absent as in the case of various *Phylloxerinae* (fig. 16).

Insects in general have 8 pairs of stigmata on the abdomen, and the same number have *Psyllodea*; in the aphids, however, there are 7 pairs of stigmata on the abdomen in the *Aphididae* family (fig. 18,

fig. 10 p. 9, fig. 22, p. 23) and 6 or 5 pairs in *Chermesidae*. The reduction of the number of abdominal stigmata is chiefly connected with the reduction of the number of the abdominal segments. While K. ŠULC counts 10 segments in the abdomen of *Psyllodea*, in aphids only 9 may be distinguished, which means that here a fusion of at least 3 last embryonal segments took place. In the abdomen of aphids 9 terga may be easily discerned; and as to the sterna, I have found out that the sternum of the first abdominal segment is quite undeveloped or fused with the sternum of the 2nd segment (fig. 18  $stn_{2+1}$ ); in females and virgins besides, the sternum of the 8th abdominal segment reduces to a narrow plate on which the sexual aperture opens («Aphidodea» in «Faune de la Russie», vol. I, livraison 2, 1919, p. 348—350). In connecting with the shortening of abdomen the aphids lost first the pair of stigmata of the 8 abdominal segment, and then in connection with the diminution of their bodily dimensions the *Chermesidae* (they are the smallest aphids) lost the 7th pair (some *Chermesinae*: *Sacchiphantes* Curtis [*Chermes* Börner 1908], *Adelges* Vallot [*Cnaphalodes* Börner 1908] and the genus *Phylloxerina* Börn. in the subf. *Phylloxerinae*) and lastly the 6th pair vanished (*Pineus* Shimer in *Chermesinae*; *Phylloxerinae*).

Originally aphids had 6-jointed antennae (fig. 10, p. 9, fig. 21, p. 23, fig. 26, p. 26, fig. 32, p. 32, fig. 34, p. 34), it means a 2-jointed base and a 4-jointed flagellum, the last joint of which terminated by a short processus terminalis. Although the flagellum has no muscles and therefore must be considered morphologically as one joint (R. E. SNODGRASS 1928), nevertheless its secondary subdivision into joints is very constant for single genera and species or for single forms of the same species. The false or secondary segmentation of the flagellum well agrees with the fact that the number of its joints changes with age (usually increases—fig. 19, p. 20, fig. 21—22, but sometimes also decreases to two or one or even the rudimentary flagellum does not separate from the base at all (apterous virgins-exsules of *Hormaphis betulae* Mordv.—fig. 29) and that in alate and apterous forms of the same species the number of flagellum joints may be different, and that this number varies in different genera of aphids, in different groups of *Homoptera*, and different groups of insects. In new born aphid specimen or in other words in their 1st stage the number of the flagellum joints is less than in adult (fig. 19); and the increase of the number of joints with age proceeds only at the expence of the 1st joint of flagellum (or the 3rd joint of antenna), which after the 1st, or sometimes after the 2nd moult of the insect is divided into two, and then after a new moult may divide once



more, until the number of joints peculiar to the adult stage results. On the end of processus terminalis are several (5) short sensitive hairs,

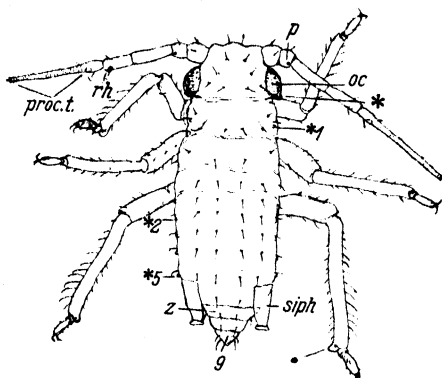


Fig. 19. *Macrosiphum rosae* L. 1st stage of virgin. 1.06 mm. Middle Russia. Antennae 5-jointed; rh, rhinarium; proc. t., processus terminalis; oc, eye; \*, 3-faceted tubercle. — Thorax: \*, marginal tubercle on the prothorax; \*, pad on the end of the tibia. — Abdomen: \*, — \*, marginal tubercles on the 2nd—5th abdominal segments; siph, siphon (cornicle); 7, 7th abdom. tergum; 9, tergum of the last abdom. segment.

which are present in all stages.

If we shall survey only winged individuals, the 6-jointed antennae remain almost in all *Aphidinae*, in the subf. *Callipterinae*: in *Mindarea*, in most *Callipterea*, almost in all *Lachninae*, except *Essigella californica* Essig, in *Anoeciinae*, in most *Greenideinae*, in most *Pemphiginae*.

In some genera of *Aphidinae* antennae became 5-jointed (the 4th joint is not separated from the 3rd): *Cerosiph* Guercio, *Mastopoda* Oestl.,

*Siphonatrophia* Swain, *Yamataphis* Mats., *Sanbornia* Bak. In the tribe *Callipterea* 5-jointed antennae have *Echinaphis ussuriensis* Mordv. (on the leaves of *Juglans manshurica*) and all *Siphina* (fig. 31 B); 5-jointed antennae are also in *Thelaxea* (*Vacunea*), in *Hormaphis hamamelidis* Fitch, however, antennae are even 3-jointed, and in *Doraphis* Mats. et Hori 4-jointed. In winged *Pemphiginae* antennae are usually 6-jointed, but in the tribe *Fordea* in some generations (exsules on the secondary hosts—fig. 38, p. 51) of some genera 5-jointed or in one individual 6-jointed, in another 5-jointed or even the same individual has 6 joints in one antenna and 5 in the another. Antennae are 5-jointed in the genus *Nurudea* Mats. In the subfam. *Setaphidinae* in *Cervaphis* v. d. G. antennae are 6-jointed, and in *Setaphis* v. d. G. and *Brasilaphis* Mordv. 5-jointed (fig. 11, p. 11). In winged *Chermesinae* antennae are 5-jointed, but the individual joints of the flagellum are separated from each other by compressions or sometimes these latter are not seen (*Adelges strobilobius* Kalt.). In winged *Phylloxerinae* antennae are 3-jointed, but the last joint (flagellum) has two constant rhinaria, which shows that it arose from the fusion of two joints, and in genus *Xerophylla* Walsh antennae are still 4-jointed. A considerable reduction of the number of joints in the antennae of the *Chermesinae* is undoubtedly connected with the small dimensions of these aphids and the same proves to be

true for many other cases: *Essigella* Guercio (1.4—0.5; 2.0—0.5; 2.2—0.8), *Mastopoda* Oestl. (1.10—1.37), *Echinaphis* Mordv. (*Callipterea*, on *Juglans manshurica* leaves, 1.06—1.31 mm.), *Siphina* (fig. 31 B, p. 29) and others.

In aphids the last joint of the antenna terminates by a processus terminalis (e. g. fig. 10, 19, 26). Originally this processus was short as it still is in *Chermesidae*, *Pemphiginae* (fig. 21, 22, 25, 26, 38), *Cinarinae* (*Lachninae*), *Anoeciinae*, *Mindarea* and *Thelaxea* in *Callipterinae*. But in most *Aphidinae*, in many *Callipterea*, *Greenideinae* it is very much elongated, often becoming several times longer than the proximal part of the joint (fig. 19, 34, 35). In the same or closely related genera we meet with both kinds of processus terminalis: short and long, which shows that the lengthening of the processus terminalis proceeds in each species or genus independently. In the tribe *Pemphigea* the processus terminalis is elongated only in *Mordwilkoja vagabunda* Walsh.

Compound eyes in aphids have a peculiarity proper only to the aphids: from behind the eye is closely adjoined to a tubercle carrying three facets (fig. 10, p. 9, 18, p. 18, 21, p. 23). In apterous individuals of some forms the compound eyes are represented only by these tubercles (fig. 25, p. 25, 26, p. 26, fig. 22, p. 23, 27, p. 27). Where as in some aphids from different groups these 3-faceted tubercles are not at all prominent, as for example in *Eulachnus* (Guercio (*Cinarinae*), *Brevicorynella* Nevsky (*Aphidinae*), this is already a secondary phenomenon.

The proboscis or beak, rostrum (labium) in aphids is 4-jointed (fig. 18, p. 18, fig. 20, p. 22). In different groups and genera it shows some peculiarities, that are evidently connected with the dwelling conditions of aphids. If we turn to the subf. *Cinarinae* (*Lachninae*), we shall see that in aphids sucking upon uneven bark of shoots and branches or in cracks of tree bark, the last joint of the rostrum is tapered towards its end and elongated (in *Cinarinae* it is besides as if divided into two joints), the rostrum itself being rather long and reaching to the middle of abdomen (fig. 20 A), or even farther and in *Stomaphis* Buckt., sucking in the cracks on the bark of ancient foliage trees (*Populus*, *Juglans*, *Quercus*, *Betula*, *Ulmus*, *Liquidambar*, but also *Acer* and may be some other trees), the rostrum is  $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$  times longer than the body. In *Trama* Heyd. sucking on the roots of *Compositae* (*Achillea*, *Artemisia*, *Sonchus*, *Cichorium* and others) and some other herbs (*Ranunculus*, *Rumex*, *Phaseolus*), the last joint of the rostrum is also tapered and drawn out. On the contrary, in *Cinarina* sucking on the needles of *Pinus* (*Schizolachnus tomentosus* Deg.—fig. 20 B, *Eulachnus agilis*

Kalt., *Unilachnus* Wilson) the rostrum is relatively shorter and its end is blunted. The same we see in *Tuberolachnus viminalis* Boyer de F. sucking on comparatively even bark of the *Salix* shoots; also in *Ptero-*

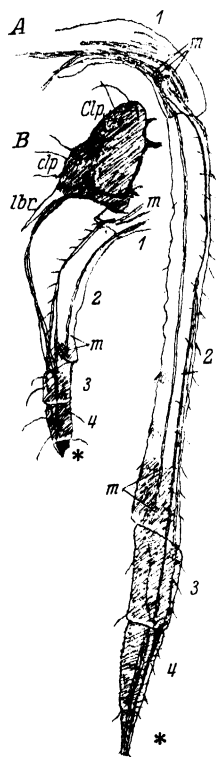


Fig. 20 A. Proboscis (labium of *Cinara pinea* Mordv. (*pineti* Koch). 2.05 mm. (dimensions of the body 3.97—2.22).

Fig. 20 B. Proboscis of *Schizolachnus tomentosus* Deg. 0.63 mm. (dimensions of the body 1.91—1.09) (the same magnification). 1—4, joints of proboscis; \*, tip of the 4th joint; se, mandib. and maxillar setae; m, muscles; lbr, labium; clp, anteclypeus; Ctp, postclypeus.

*chlorus* Rond. (*Lachnus* Burm.) (on the even bark of oak shoots), in *Pterochloroides* Mordv. (on the shoots of *Persica* and other *Prunoideae*). Take the subtribe *Anuraphidina* (tribe *Aphidea*, subf. *Aphidinae*) to which belong mainly the genera: *Dentatus* v. d. Goot, chiefly connected with *Pomoideae*, *Anuraphis* Guercio, chiefly connected with *Prunoideae*, and some others. *Dentatus* in most species migrate upon the roots or the parts of stem adjoining the roots of herbs: *Ranunculus*, different *Umbelliferae*, some *Compositae* etc. *D. radicolica* Mordv. sucks the lower part of stem and the roots of *Rumex*, *Rhocum*. In all *Dentatus* the last joint of the beak is somewhat tapered and elongated, and this is especially marked in the genus *Chomaphis* Mordv. (upon the roots of *Compositae*: *Lappa*, *Tussilago farfara*, *Petasites*, *Chondrilla*). On the contrary, *Anuraphis* from the same group *Anuraphidina* do not occur on the roots of herbs; they suck partly upon the leaves and tips of shoots of *Prunoideae* (primary hosts), partly upon the stems of *Compositae* and some other herbs (secondary hosts) or only upon the stems of herbs (*Aconitum*, *Lychnis*, *Tragopogon* etc.); the last joint of their beak is blunted. In

*Hormaphidina* the beak is shortened and its tip is blunted (they suck either inside the galls, or on the surface of leaves close to which they press); but in *Thelaxina* (from the same tribe *Thelaxea*) the last joint of the beak is elongated and tapered, that is as yet difficult to explain: if small in size *Glyphina* Koch suck upon a surface thickly covered with straight standig hairs (upon tips of

shoots and partly upon lower surface of leaves of *Betula*, *Alnus*), then for *Thelaxes* (*Vacuna*) *dryophila* Schr., sucking upon the even surface of tips of shoots and upon the lower surface of oak leaves (ex. *Quercus pedunculata*) this explanation won't do. But, may be, *Th. dryophila*

originally dwelt upon hairy oaks. In *Greenideinae* (fig. 10, p. 9) proboscis is thin and its last joint is thin and elongated in spite of the fact that these aphids suck on the under side of leaves and on the tips of the shoots of trees and bushes.

As regards different *Fordea*: in *Rectinasus* Theob. the last joint of the beak is stilet-like and long, but this genus (plant-lice exsules from some, may be, already vanished, *Pistacia*) sucks upon the roots of *Compositae*: *Xanthium*, *Artemisia*, *Chondrilla*. And all aphids sucking on the roots of herbaceous *Dicotyledones* have apparently a more or less elongated and tapered last joint of the beak (*Trama*, *Chomaphis*, *Dentatus*, *Trifidaphis*), while in aphids sucking on the roots of *Gramineae* and *Cyperaceae* the last joint of the beak is more or less blunted (exsules of *Anoecia*, *Forda*, *Paracletus* etc.), though the beak itself as a whole is usually more or less long.

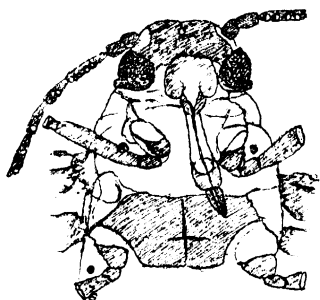


Fig. 21. Proboscis of the emigrant of *Trifidaphis phaseoli* Pass. (from the galls on *Pistacia mutica* the South Crimea). 0.26 mm. (length of the body 1.54—1.60 mm.).

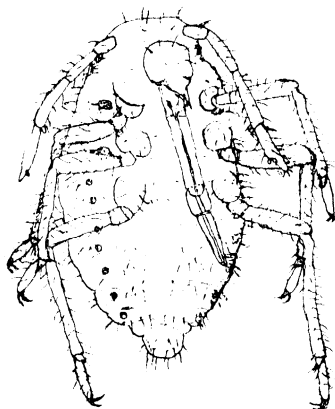


Fig. 22. 1st stage of the larva born by the emigrant of *Tr. phaseoli* Pass. (the same magnification). 0.59—0.73 mm., proboscis 0.43 mm.

A very interesting phenomenon may be observed in many heteroeious aphids, for instance, in *Trifidaphis phaseoli* Pass. The generations (of *Tr. phaseoli*), developing in galls upon the leaves of *Pistacia mutica*, have a short beak with the last joint blunted at the end (fig. 21), whereas in exsules, sucking upon the roots of herbaceous *Dicotyledones*, the beak is rather long and the last joint is elongated and tapered. In winged emigrantes the two last joints of the beak are 0.07 and 0.073 mm. and in their new born younglings (fig. 22): 0.073 and 0.140, that is the last joint is almost twice as long as the last but one. The same may be seen in adult apterous exsules: 0.106—0.066 and 0.17 or 0.10—0.66 and 0.165. The fact, however, that in aphids generations sucking upon

roots of plants the beak is usually considerably longer than in the generations developed upon leaves (fundatrigeniae) inside the galls, for instance, is in general observed in many heteroecious aphids: in the species of *Prociphilus* dwelling upon the ash-tree (*Fraxinus excelsior*), in different *Fordea* (fig. 38, p. 50/51), *Dactylosphaera vitifoliae* (*Phylloxera vastatrix*) and others.

Legs of aphids are of the usual walking type. Tarsus 2-jointed, the 1st joint very short and separates from the 2nd slantwise from above (in the proximal direction) and down (in the distal direction); the 2nd joint terminating with two claws, under each claw there is a hair. Morphologically the tarsus may be considered also as a two-jointed formation (R. SNODGRASS 1927) but in the sense that the 1st and 2nd joints together will be counted for the 1st joint, and the praetarsus with claws, to which the muscle (beginning with femur and tibia) come up,—for the true 2nd joint. When the tarsus become one-jointed, as in apterous *Tetraneura* Hart., *Colopha* Monell, the muscles of the tarsus remain the same. The secondary segmentation of the 1st true joint gives a certain flexibility to the tarsus of the insect<sup>1</sup>). The chief peculiarities in the leg structure are connected with the character

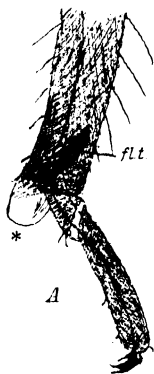


Fig. 23 A. End of tibia and tarsus of *Aphis rumicis* L. (on *Rumex obtusifolius*, Petershof 28. VIII. 1924). \*, pad on the end of the tibia; fl. t., flexor tarsi.



Fig. 23 B. Hind legs (ends of tibia and tarsus) of alate *Mastopoda pteridis* Oestl. (Minneapolis, 28. VIII. 1911); t, tarsus (0.03 mm.); \*, pad on the end of tibia; fl. t., flexor tarsi.

of the surface on which the insect is dwelling. In aphids sucking on even surfaces the end of the tibia forms a soft pad, which (under action of the flexor tarsi) helps them to stick to the surface they creep upon (fig. 23 A); such aphids can creep upon clean glass with the ends of tarsi cut off. They are principally *Aphidinae* having the pulvilli or soft pads most developed. In *Mastopoda pteridis* Oestl. (fig. 23 B), *Atarsos grindeliae* Gill. (N. America) and a peculiar genus nearly allied to *Atarsos* Gill. but having the frontal antennal tubercles similar those in *Myzodes persicae* Šulz. (Ussurian

<sup>1</sup>) The secondary segmentation of the 1st true joint of the tarsus well accords with the fact that the number of joints in the tarsus is different for different Homoptera (1—3), and in different insects (1—5), though it is rather constant for each given group, genus, species, form.

district) sucking on the lower surface of fern leaves the tarsi almost completely reduced (only a very little rudiment of the tarsus remains) and the aphids creep leaning upon the tibiae supplied with pads at their end. The soft pads on the tibial ends of *Chermesinae* are figured by C. BÖRNER in his monograph of 1908 (p. 107—108). On the contrary, in *Cinarinae* (*Lachninae*) and other aphids sucking on an uneven surface of branches and trunks of trees, there is no pad on the end of the tibia, the latter terminating by hairs only (fig. 24), such aphids cannot creep

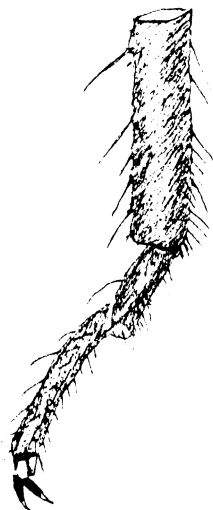


Fig. 24. End of tibia and tarsus of *Cinara pinea* Mordv. (*pineti* Koch) (Govern. Pskow, 13. VI. 1912).

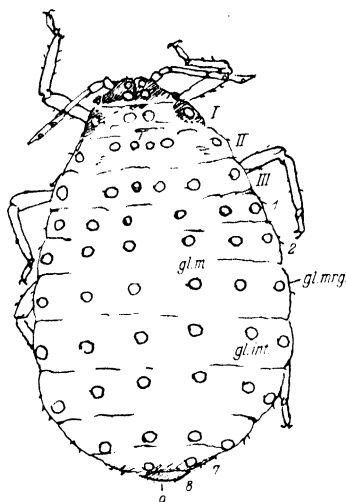


Fig. 25. Fundatrix of *Thecabius affinis* Kalt. I—III, thorax; 1—8(—9), abdomen; *gl. m.*, *gl. int.*, *gl. mrg.*, median, intermediary, marginal glandular groups.

upon glass so much the more on the one vertically placed. Different *Callipterea*, though sucking on the underside of tree-leaves, but having almost only winged virgines cannot creep upon glass (compare H. WEBER 1930, p. 21—22). But there are many forms of aphids with the tibiae as of intermediate structure (such are *Chaitophorina*, some *Pemphiginae*, *Phylloxerinae*).

It appears that originally all aphids had hypodermal glandular groups upon the dorsal surface; there were six of them on each segment (on the narrower anterior and posterior ones less, for instance four), excreting tufts of wax threads (fig. 25). These glandular groups remained in many groups of aphids, being stronger developed in apterous individuals. They are present in *Chermesinae*, but lacking in *Phylloxer-*

*rinae*, except *Phylloxera* Börn. and *Guercioja* Mordv., present in *Pemphiginae*, in some *Callipterinae* (*Mindarus* Koch, *Phyllaphis* Koch, *Tamalia* Baker, many *Oregma* Buckt. etc.). This general plan of distribution of the dorsal glandular groups often varies for different forms of the same species (winged and wingless), in winged also for different age (young and imago), it is different especially in heteroecious forms for different generations (fundatrigeniae on the primary hosts and

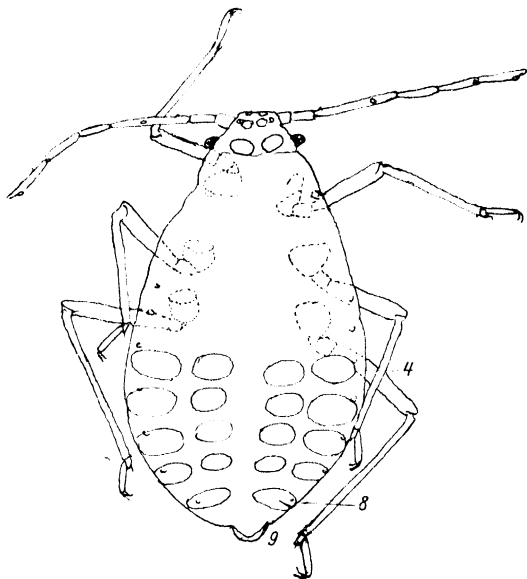


Fig. 26. Wingless exsul of *Thecabius affinis* Kalt. (on *Ranunculus repens*). 4—8, 4th—8th abdominal segment having glandular groups (4 groups in each segment).

exsules on the secondary ones), for different genera and species. Fundatrices and fundatrigeniae of many *Pemphigea* (for example: *Thecabius* Koch, *Pemphigus* Hart., *Prociphilus* Koch), have glandular groups upon all segments of their body, beginning with the head, and ending with the 8th or 7th abdominal segment, while in apterous exsules of the same species (fig. 26) glandular groups exist only from the 3rd or 4th abdominal segment, and not 6, but 4 in each segment, and the glandular groups themselves may have a different form. In *Forda* the dorsal glandular groups

for the most part are developed nearly in all generations upon *Pistacia* and usually entirely lack in the exsules (upon roots of *Gramineae* and other herbaceous plants) of some genera: *Forda* Heyd., *Paracletus* Heyd., *Geoica* Hart and others. However, in *Aploneura* Pass., *Slavum* Mordv. and, probably, *Pemphigella* Tullgren glandular groups are present in virgins of all generations. In some genera of *Eriosomea* glandular groups have a form different from that of the other genera etc. — The chief importance of the dorsal glandular groups is the excreting of wax-like substance, that is laid first in adipous cells apparently; but besides this function they may also fulfil other functions, as for instance protect the aphids from getting wet.

An interesting modification of marginal glandular groups we observe in apterous virgins-exsules of some *Oregma* Buckt., and especially in the genera: *Cerataphis* Licht. and *Hormaphis* Osten-Sacken (*Hormaphidina*). In *Ceratovacuna arundinense* Takah. (1932) there occur median, marginal and a little developed intermediate glandular groups (fig. 27). In *Oregma montana* v. d. G. there occur only median and marginal rounded groups, each of them consisting of 2—8 rather large facets scarcely in contact with one another, on the 8th abdominal tergum the groups are fused into a transverse one of 7—9 facets (fig. 28 A). *O. lanigera* Zehntner is al-

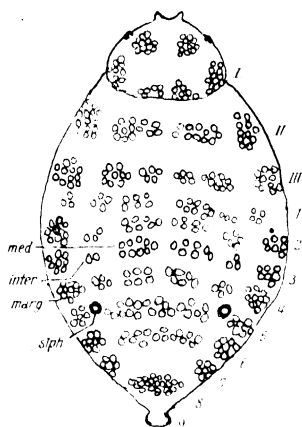


Fig. 27. *Ceratovacuna arundinense* Takah. I—III, 3 segments of thorax; 1—9, 9 segments of abdomen; med., median, marg., marginal glandular groups; siph., siphons. Head fused with the prothorax, provided with two horns in front, eyes 3-faceted tubercles.

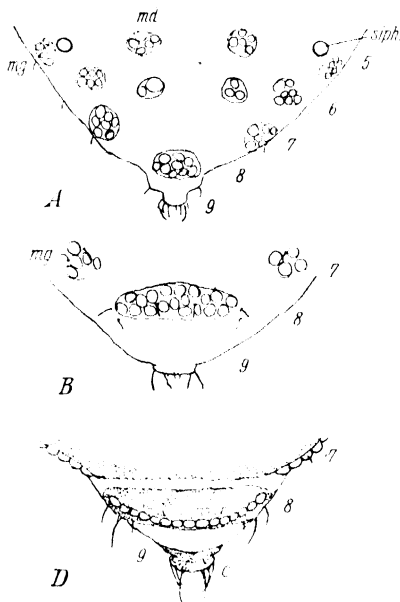
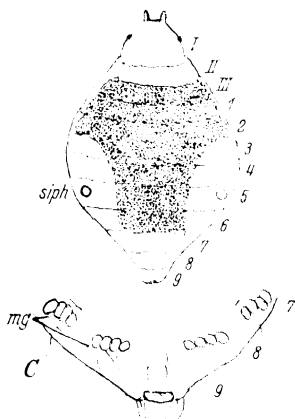


Fig. 28 A. *Oregma montana* v. d. G.; B. *O. lanigera* Zehntn.; C. *O. insularis* v. d. G.; D. *Cerataphis lutaniae* Boisd. I—III, thorax; 1—9, abdomen; md, median, mg, marginal glandular groups; siph, siphons; c, cauda.



ready deprived of median groups and each of its marginal ones consists of 1—8 rounded facets; the glandular group of the 8th abdominal tergum is stretched crosswise and formed of 20 to 23 facets (fig. 28 B).



In *O. insularis* v. d. G. (fig. 28 C) the marginal glandular groups are still separated, but the facets in each of them are disposed in a row parallel to the margin of the body, while two transverse groups of the 8th abdominal tergum consist each of 4 to 5 facets forming a row;

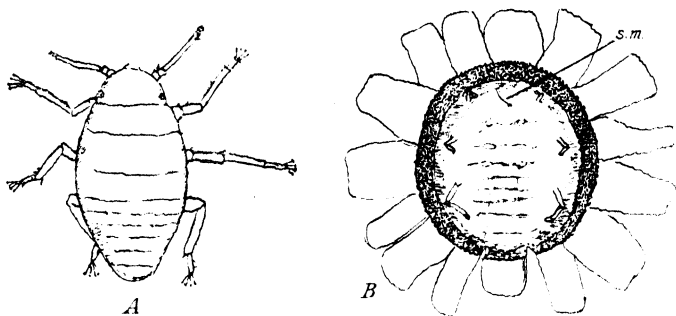


Fig. 29 A. New born larva; B. Adult wingless virgin (underside) of *Hormaphis betulae* Mordv. s. m., setae maxillares; fore- and middle-legs without tarsus, hindlegs with tarsus.

two longitudinal groups on the head are situated somewhat inwards from the eyes. In some other species of the type *insularis* two transverse rows on the 8th abdominal tergum approximating each other

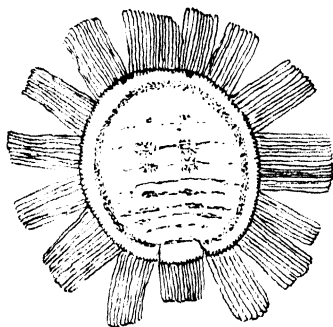


Fig. 30. Adult wingless virgin of *Hormaphis betulae* (upperside).

(running in a line) consist each either of 5 or 6—7 facets. Now if we but imagine the body to have taken the form of a flat circle or oval and the marginal glandular groups to have assumed a position at the very margin of it, their gibbous facets (tubercles) forming one uninterrupted row continuing on the tergum of 8th abdominal segment (separated from the rest of the body by incisions on both sides), we shall obtain the aleyrodes-like body of the apterous virgins of *Cerataphis* Licht.

(fig. 28 D). Such is also the structure of the wingless exsules of *Astegopteryx* and *Hormaphis* (*Hormaphidini*) (fig. 29, 30), although in these genera we have not been as yet able to trace a gradual transition. Around each marginal tubercle there is formed a wax tube and all tubes together form a semi-transparent white hem around the body, owing to which plant-lice more closely adhere to the substratum. This apparatus, probably, protects the aphids from being washed off by tropical

and subtropical rains, similar formations are observed in larvae of *Aleurododea* especially numerous in tropics (MORDVILKO 1930).

In many aphids, on the sides of the 6th, or sometimes of the 5th abdominal tergum cleft-like orifices appear through which wax-like masses are brought out. The aperture has the shape of a horse-shoe, with its concave side directed forwards (fig. 31 A); from the inside surface of the semi-circular plate, bordering the aperture from behind, a muscle goes inwards and somewhat back, its other end being fixed to the sternum of the segment (one of dorso-ventral muscles). When this muscle con-

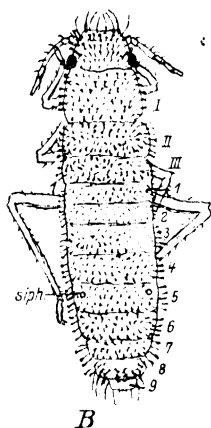
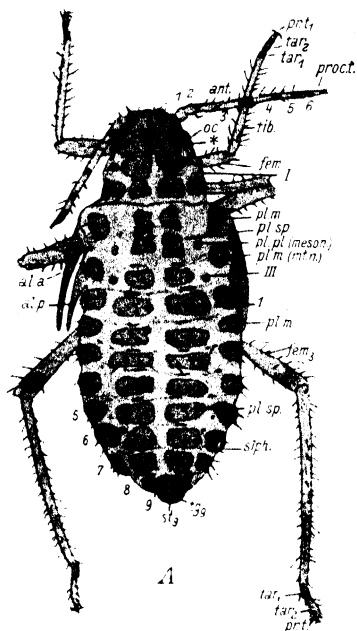


Fig. 31 A. Nymph of *Callipterus juglandis* Goeze. oc, eye; \*, 3-faceted tubercle; ant., antenna; proct., processus terminalis of the last joint; I—III, thorax; 1—9, abdomen; siph., siphon; pl. sp., pl. pl., pl. m., median, intermediary, marginal plates. B. *Atheroides festucae* (sp. n.) on the narrow leaves of *Festuca* (South Ural mountain chain, VIII. 1930). 2.05—0.48 mm., antenna 0.10 mm. I—III, thorax; 1—9, abdomen; siph., pore-like siphons.

tracts the plate is drawn inwardly and backwards, leaving a big aperture, through which, with the contraction of abdomen, special formations with a wall containing one or several nuclei and a mass of wax-like substance inside, come out (fig. 31 A, 32, 34, and others). There are several such formations under the lid, in *Cinarinae* the biggest are nearest to it. After a certain time the formations that were brought out, are replaced by new ones that may be also brought out. These may be of different types. They were observed and described by several authors (by WITLACZIL first under the name of »Zuckerzellen« (1882,

1884), by BÜSGEN (1891), J. FLÖGEL (1905), MORDVILKO 1895, 1914 (I, p. CVII—CXVII), HOTTES 1928). Whatever the formations may be, inside of which the wax-like mass is stored—modified adipose cells or special cells, the most important fact in all this is that together with them wax-like substance is brought out. This substance is liquid when inside the body, and brought to the surface hardens rapidly. The portions of body wall, carrying orifices protrude outside in the form of cone-like or dome-like cornicles with a flat roof (on which the half-moon aperture is situated) or more or less long cylindrical or otherwise formed tubes (siphons).

Similar formations with apertures for bringing different products out of the body-cavity (blood, different cellular elements etc.) may be also found in other insects. K. ŠULC described (1909) for *Pseudococcus* paired cleft orifices on the head, near to its posterior margin, and upon the 6th abdominal tergum. In *Pseudococcus* through these apertures separate adipose cells, cell fragments, and adipose balls, and sometimes also blood corpuscles are brought out. ŠULC names these formations »adipugnatorische Organe«. With regards to other insects, similar formations have been described for the larvae of *Cimbicidae*, where they are placed directly above the portion of body wall with stigmata; to the lips of the aperture muscles are fastened, which like those in aphids draw the lip inwardly and so that blood is splashed out of the body (N. CHOLODKOVSKY 1897, p. 135, 352). In different insects and in different groups of aphids these are not homologous formations, that they received from some common ancestors, but quite independent parallel ones, formed in each group separately. That these are independent formations even for different groups of aphids, is proved by the fact, that even in the same subfamily, as in *Callipterinae* for instance, in most *Callipterina* (*Callipterus* Koch, *Therioaphis* Walker, *Phyllaphis* Koch, etc.) they are conspicuously placed on the sides of the 6th abdominal tergum, and in *Siphina* (*Sipha* Pass., *Atheroides* Halid.—fig. 31 B) distinctly on the 5th tergum; in the tribe *Thelaxea* of the same subfamily *Callipterinae*: in *Thelaxes* Westw. and *Glyphina* Koch cornicles are distinctly on the 6th abdominal tergum, and in *Oregmini* (fig. 28, p. 27) on the 5th. In *Pemphigea* cornicles are connected with the marginal glandular groups, and in *Eriosomea* they are situated rather near to the intermediary ones.

As the cornicles or siphons have the same function as the dorsal glandular groups, so when the former are developed the latter are undeveloped or vanished. Cornicles arise in different groups of aphids

independently. They are absolutely lacking in *Chermesidae*. They are present in some *Pemphiginae* and lacking in others (*Fordea*); in the tribe *Pemphigea* they are present in some genera and sometimes in separate species (for instance they are present in *Pachypappa* Koch and lacking in *Asiphum* Koch and *Prociphilus* Koch, *Thecabius* Koch); in the tribe *Eriosomea* they may be rather developed, especially in the genus *Eriosoma* Leach. In the subf. *Callipterinae* the siphons may have the form of circles or conical or dome-like tubercles (fig. 31, p. 29) or lastly the form of well developed siphons (e. g. in the genera *Drepanosiphum* Koch—fig. 34, p. 34, *Drepanaphis* Guercio). In the subf. *Cinarinae* (*Lachninae*) they are mostly rather big conical or dome-shaped cornicles or sometimes only cleft and in some cases they are entirely lacking as in *Trama troglodytes* Heyd., *Tr. rara* Mordv. (*oculata* Gillette et Palmer); but in the last cases this seems to be a secondary phenomenon. In the subf. *Aphidinae* the siphons are extremely varying but in most cases have the form of cylindrical (fig. 18, p. 18, fig. 32, p. 32) or otherwise shaped tubes. Siphons are also present in *Greenideinae* (fig. 10, p. 9) and *Setaphidinae* (fig. 11, p. 11). The walls of cornicles or siphons are covered with hairs in *Cinarinae* (except in *Eulachnus* Guercio), in *Anoeiinae*, *Eriosoma* Leach, *Greenideinae*, and as an exception in *Aphidinae* (*Capitophorus chaetosiphon* Nevsky, on *Rosa*, Turkestan; *Trichosiphonaphis polygoni formosanus* Takah. upon *Polygonum perfoliatum* and upon *Lonicera japonica*).

We do not know yet what compensates the absence of glandular groups and siphons. In exsules of *Trifidaphis* Guercio, however, and partly in *Geoica* Hart. the whole hypoderma excretes fine wax powder. In *Phylloxerinae* (except *Phylloxera* Börn. and *Guercioja* Mordv.) there are no glandular groups nor siphons either. In *Aphidinae* there are no glandular groups but there this appears to be a secondary phenomenon; sometimes, however, when the siphons are weakly developed (*Brevicoryne* Das., *Hyalopectus pruni* Fabr., *Cryptosiphum gallarum* Kalt.) the hypoderma excretes wax powder, sometimes abundant. The absence of dorsal glandular groups in *Lachninae* is, probably, also a secondary phenomenon (the cornicles are well developed here); here also in some species the whole hypoderma excretes wax powder (*Schizolachnus tomentosus* Deg., *Lachniella costata* Zetterst., etc.).

It seems that in some aphids-groups marginal glandular groups remained, changed into small marginal tubercles (fig. 32, fig. 18, p. 18). The latter may be observed in *Anoeiinae*, in the subf. *Callipterinae*; in *Thelaxes* Westw., *Pterocomma* Buckt. and *Melanozantherium* Schout.;

but they are especially often met in *Aphidinae*, especially in the tribe *Aphidea*. Inside the marginal tubercles groups of elongated hypodermal (glandular?) cells may be observed. Their function, however, is not clear.—Besides the marginal tubercles there are the median and sometimes intermediary (pleural) ones (on different segments of the body), e. g. in the genus *Dentatus* v. d. Goot (fig. 32) (subf. *Aphidinae*, tribe *Aphidea*), partly in the genera; *Myzus* Pass. (*M. cerasi* Fabr.) and others. Elongated median tubercles or projections occur on the anterior segments of abdomen and sometimes on the thorax in some genera of *Callipterea* (*Callipterus* Koch, *Tubercocallis* Nevsky [= *Tinocallis* Mats. ?], *Tuberculatus* Mordv., etc.); besides these in some *Callipterea* (*Euceraphis* Walk., *Calaphis* Walsh, etc.) occur marginal projections; marginal projections directed backwards are present in *Ctenocallis* Klodn. (on the leaves of *Cytisus*). In apterous virgins of *Echinaphis* Mordv. there are 6 rows of considerably elongated projections; they are rather small in *Therioaphis* Walker and some other genera of the tribe *Callipterea*. There are 6 rows of considerable projections in *Cervaphis* v. d. Goot (*Setaphi-*

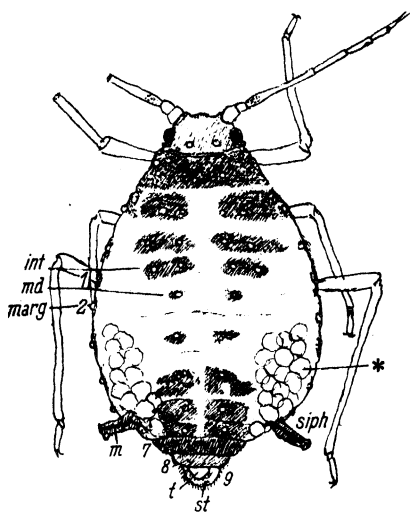


Fig. 32. *Dentatus farfarae* Koch (piri Koch). Wingless exsul (on the rhizomata of *Tussilago farfarae*, Warsaw, VII.). 2.63—1.44 mm. 1—III, thorax; 1—9, abdomen; t, tergum; st, sternum of the last (9th) abdominal segment; med, int, marg, median intermediary, marginal, tubercles; siph, siphon; m, its muscle.—\*, wax balls (only their walls as the wax itself is dilated in Xylol).

*dinae*); in *Anomalaphis* Baker from the same subfamily there are projections only on the sides of the abdomen. 6 rows of dorsal tubercles or projections are also met with in many apterous *Phylloxerinae*. All these tubercles and projections in different groups are phenomena of parallelism.

In two subfamilies of the *Aphididae*—*Aphidinae* and *Callipterinae*—there is a peculiar formation, the cauda, that appears only in adult state (fig. 18 C, fig. 35 C). The cauda is a dorsal outgrowth of the last (9th) abdominal tergum. It may be variously shaped: retort- or wart-like, sometimes hemisphere-shaped in *Callipterinae*, finger-like in *Mindarus* Koch or having (*Aphidinae*) the form of a short or elongated triangle,

of finger or of a sword or some other shape. Sometimes in some species or genera the cauda appears to be reduced secondarily. It is very important for systematics, but its function is not known.

In many genera of *Callipterinae* females have glandular fields on the sides of the 5—7th abdominal sterna, one field on each side, their cells excrete short wax threads. DE GEER in *Subcallipterus tuberculatus* Deg. (upon the leaves of *Alnus incana*) and for some time past (1914) I observed in *Glyphina betulae* Kalt. how a female helping herself with her hind legs takes off the wax threads and covers with them a newly deposited egg. These glandular fields were observed also in females of *Phyllaphis fagi* L., *Callipterus tiliae* L., *Tripsaphis* Gillette (*Callaphis* Mordv. 1908), in females of *Hormaphidina*, *Mindarus* Koch (fig. 33). In females of *Anoeiinae* there are only similar formations on the sides of 6—8th abdominal sterna, but here they also come up on the dorsal side partly. In females of some *Cinarea* (*Lachnea*) from *Abietineae* there is a wide white stripe behind the cornicles (on the 7—8th abdominal terga, in living specimens it is covered with a white wax secretion. It is with this secretion probably that the freshly laid eggs are covered. The females of *Eriosoma* Leach cover their eggs with down that is secreted by the ordinary dorsal glandular groups.

The gonapophysal apparatus of females and virgins has suffered a strong reduction, and now remains as a weak rudiment, having been reduced into 3 or 2 small tubercles at the beginning of the last (9th) abdominal sternum, sometimes it is not expressed at all (e. g. *Eriosoma* Leach, some *Fordea*). The tubercle that is in the middle corresponds to two fused median projections, sometimes it is not expressed. The parts of the apparatus, connected with the 8th abdominal sternum are not at all expressed in aphids. The *Chermesidae* have a comparatively somewhat more developed gonapophysal apparatus, but also only on the 9th abdominal sternum; here we have even a special gland, the duct of which opens at the end of the middle gonapophysal projection. Appar-

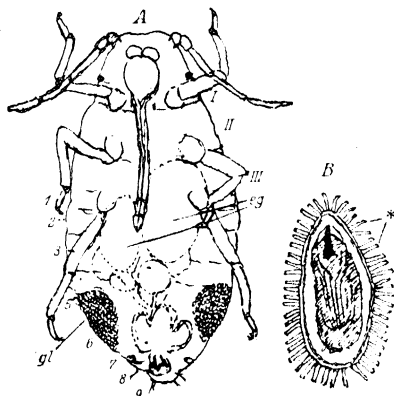


Fig. 33. *Mindarus abietinus* Koch. A. Female (ventral side). After O. NUSSLIN 1910. *gl*, glandular group (on 5th—6th abdominal sterna); 1—9, segments of abdomen; *eg*, eggs inside. B. \*, wax threads cover the deposited egg (the embryo is seen inside). After O. NUSSLIN.

ently, in *Chermesinae* this gland secretes threads one end of which is attached to one pole of the egg, and the other either fastened to the substratum, or entangled with other threads, thanks to what the whole group of eggs is held together, as for instance under the wings of an alate virginipara (monoeca) *Adelges strobilobius* Kalt. (upon the needles of *Picea excelsa*). However, already in phylloxeras upon the corresponding pole of the egg only rudiments of a thread remain. The reduction of the gonapophysal apparatus seems to be connected with the mode of de-

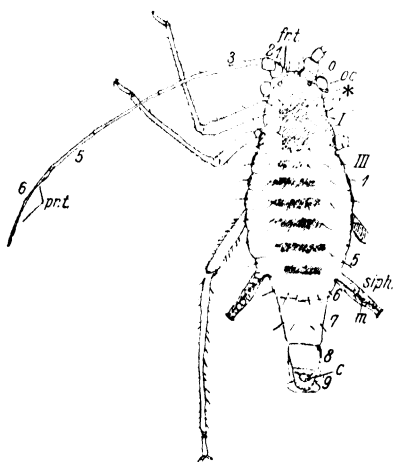


Fig. 34. Female of *Drepanosiphum platanoides* Schr. 3.30—1.11 mm., antenna 3.93 mm., siphons 0.61 mm. (Warsaw, on *Acer pseudo-platanus*, 9. X. 1903). On the head: fr. t., frontal tubercle; 1—6, antennal segments; pr. t., processus terminalis of the last segment; o, ocellus; oc, eye and \*, its 3-faceted tubercle; I—III, thorax; 1—9, abdomen; siph siphons; m, its muscle; c, cauda.

position of eggs and of fastening the eggs to the substratum. The eggs are covered on the outside with the secretion of paired collateral glands, opening into an impaired duct, and are glued by it to the substratum.

The aphids living upon trees lay their eggs upon the bark of the shoots, especially near the buds, in the cracks of the bark, under the scales of the bark, under the bark. Small larviform females of *Pemphiginae* easily penetrate into the crevices and under the scales; but big females of *Chaitophorinella* v. d. G. and *Drepanosiphum* Koch (fig. 34) living upon the leaves of *Acer* do it in another way: the end of their abdomen, behind the siphones tapers, is strongly drawn out and can turn down; lowering the ab-

domen, the female lays the egg into a chink or crevice in the bark on the trunk. We also meet an elongated posterior region of the abdomen in the females of some other *Callipterinae*: *Euceraphis betulae* Koch, *Calaphis* Walsh, etc.

Thus, similar modifications of structure proceeded in various groups of aphids quite independently, and, so to speak, parallelly. Many of these modifications were due to the diminution of bodily dimensions, viz: the reduction of the number of abdominal stigmata in *Chermesidae*, often also the reduction of wing venation, of the number of joints in the flagellum of the antenna. All these phenomena of reduction are especially strongly expressed in the smallest of all aphids, the *Chermesidae*. If,

however, the reduction was originally caused by the decrease in size, then, when we sometimes see rather big forms with reduced venation, we must consider this, as a phenomenon of secondary increase. Many species of *Prociphilus* Koch are rather small forms (winged *Pr. crataegi* Tullgr. 1.98—2.40 mm. in length, 0.72 mm. in thickness, *Pr. pyri* Fitch 2.29—2.48 mm., *Pr. kuwanai* Monzen (on *Pyrus* leaves, Japan, Ussuri district) 1.95; *Pr. fraxinifoliae* Thomas 1.71, *Neoprociphilus aceris* Mon. 1.91, but *Pr. bumeliae* Schr. (upon *Fraxinus excelsior*) 3.93—1.85 to 4.80 and *Pr. nidificus* Löw (also upon *Fraxinus excelsior*, but chiefly upon the leaves) to 5 mm., *Pr. tessellatus* Fitch (upon *Acer saccharinum* in N. America) 4 mm. In *Prociphilus* the media of the fore wings is simple. The genus *Prociphilus* is affined the closest to the genus *Asiphum* Koch, in which as well as in *Prociphilus* the cornicles have not yet appeared, but in which the media is 2-branched (*A. tremulae* Deg. 3.8 mm., *A. varsoviense* Mordv. on the tips of shoots of *Populus alba*, 2.83—1.37, in this species as well as in *A. tremulae* media is sometimes simple). The venation of forewings is as strongly reduced in *Fordea*—media always simple, and most primitive *Fordea*, as for instance *Pemphigella* Tullgr., *Slavum* Mordv., *Aploneura* Pass. (there are well expressed dorsal glandular groups, gonapophyse tubercles, constant rhinaria with a crown of cilia) are relatively small (alate forms 1.40—0.51; 1.90—0.68), but alate *Paracletus cimiciformis* Heyd. are 2.87—1.13 mm. (apterous exsules 3—4 mm.), alate *Hemitrama bykovi* Mordv. 2.39—1.03 mm. (apterous 3—3.5 mm.). It may be that the dimensions were increased secondarily in *Longistigma* Wilson (*L. caryae* Harris, the biggest aphids, that dwell upon the branches of *Carya*, *Juglans nigra*, *Platanus*, also *Tilia*, *Acer*, in N. America, and are 6 mm. in length, forewing 7—8 mm.—fig. 36, p. 39; *Longistigma liquidambarus* Takah., on *Liquidambar* in Formosa, 7.5 mm., forewing about 7.7 mm.).

Not only the phenomena of reduction proceeded parallel in different groups of aphids, but also some new formations, for instance: the appearance of cornicles or siphones; modification of marginal and other glandular groups into tubercles and projections; elongation of the processus terminalis of the last joint of antennae (*Aphidinae*, many *Callipterinae*, *Greenideinae*, *Mordwilkoja* Guercio in *Pemphiginae*); modification of the end of the tibia into a pad, playing the part of haustellum in aphids, sucking upon even surfaces; in this last case the tarsus may be almost entirely reduced as in *Atarsos* Gill. and *Mastopoda* Oestl. (from *Aphidinae*) on ferns, in apterous exsules *Hormaphis* Osten-Sacken (from *Callipterinae*); the formation of cauda in *Callipterinae* and *Aphidinae*, etc.



The evolution of aphids is in a considerable extent connected with the appearance of new plants in the history of the Earth, and with the conquest of new hosts. Different groups of plants appeared at different dates—some earlier, others later, and as at the present time aphids live on very different plants: some of *Aphidinae* species upon ferns (*Osmundaceae* and *Polypodiaceae*), and most aphids upon *Coniferae* and *Anthophyta*, up to the most recent types of plants, as *Compositae*, etc., so this could happen only in one way viz: aphids migrated from more ancient plants upon more recent ones, if only the latter were suitable for them. Having migrated upon new plants, the species of aphids became simply polyphagous at first and then on new hosts they were first modified into new species, and then into new genera, etc.<sup>1</sup>). *Populus* is, certainly, more ancient, than *Crataegus*, *Acer*, *Fraxinus*, and so *Asiphum* Koch migrated from *Populus* at first, may be, upon *Pomoideae* (*Crataegus*, *Pyrus*), and then upon *Acer*, *Fraxinus*, or directly from *Populus* or from *Pomoideae*, but upon these more recent plants *Asiphum* was somewhat modified (for instance the media of the forewing became simple etc.) and the genus *Prociphilus* Koch resulted<sup>2</sup>). Whereas upon *Tilia* *Asiphum* maintained a two-branched media, but glandular groups were reduced, pore-like siphones appeared and the genus *Patchiella* Tullgr. ensued (*P. tremulae* Kalt.). The presence of pore-like siphones, however, may indicate the descentance of *Patchiella* from *Pachypappa* Koch (also upon the *Populus*).—In the tribe *Callipterea* the genera *Drepanosiphum* Koch and *Drepanaphis* Guercio (both on the leaves of *Acer*) resemble *Euceraphis* Walker in the structure of their forehead, antennae and also cauda and the anal sternum. Aphids, evidently,

---

<sup>1</sup>) This certainly has proceeded by the following way: of various mutations which appeared after removal of certain aphids to new hosts, some might prove to be correspondent to somewhat differing life conditions, and such mutations chiefly were preserved, and then new mutations followed in the same direction, and as result of all this process certain peculiarities have been strengthened or, on the contrary, weakened. Meanwhile the earlier peculiarities, which already have appeared when the aphids were living on the primary hosts, if they proved useful, continued to strengthen also during the life on the new hosts. All this should be considered as the cause of the divergence of forms. The divergence of forms could proceed not only on different hosts but on the same as well: because various mutations can proceed on one and the same host, one mutation can correspond to life on the underside of leaves, another to life on the upperside or on the tip of shoots, and so on, and new mutations can strengthen these acquired peculiarities.

<sup>2</sup>) It would be a mistake to derive *Prociphilus* from *Pachypappa* Koch, as in *Pachypappa* the pore like siphons are already present, whereas they are absent in *Prociphilus* as well as in *Asiphum*.

migrated from *Betula* upon the *Acer* and here in the course of times were modified into new genera (siphones were strongly increased; but the small lateral outgrowths on the anterior segments of abdomen vanished). *Therioaphis* Walk. could migrate from *Myrica* (*Th. myricae* Kalt.) upon *Leguminosae* (*Th. ononidis* Kalt.), and *Callipterus* Koch from *Ulmus* (or *Juglans*) upon *Caragana*, *Tilia* and here be modified into new species, *Chaitophorus* Koch moved from *Salicaceae* to *Acer* and here were modified into *Periphyllus* v. d. Hoeven (*Chaitophorinella*

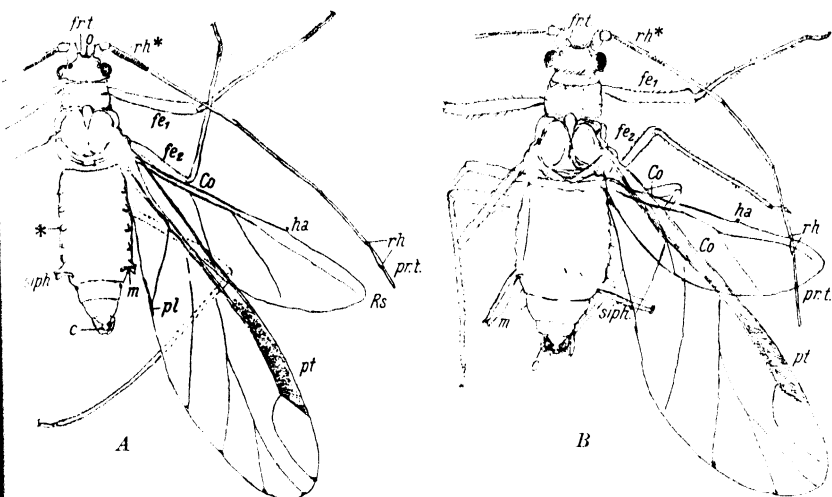


Fig. 35 A. Summer virgo of *Euceraphis betulae* Koch (is different as from the winged fundatrix, so from the autumn sexuparae [or ginoparae]). (Gövern. Minsk, VI. 1908). *fr. t.*, frontal tubercle; *rh*\*, secondary rhinaria (on the 3rd antennal joint); *rh*, constant rhinaria (on the 5th and 6th antennal joints); *fe<sub>1</sub>*, femur of the foreleg; *fe<sub>2</sub>*, femur of the middle leg (the latter is shorter than the former—cp. H. WEBER 1930, p. 39—40); \*, lateral outgrowths on the 2nd—5th abdom. segments; *siph*, siphon; *m*, its muscle; *c*, cauda.—Wings—lettering as in fig. 1 and 2. B. Summer virgo of *Drepanosiphum platanoides* Schr. (on *Acer pusedoplatanus* leaves; Warsaw 9. VI. 1896). Lettering as in fig. 35 A.

v. d. Goot) (bristle-like empodial hairs under the claws became spatula-shaped). The primary hosts of *Longistigma caryae* Harris were *Carya*, *Juglans cinerea* (*Juglandaceae*), *Quercus* (*Fagaceae*), *Platanus occidentalis*, but later on it migrated to *Acer saccharinum*, *Tilia*, though here it did not, apparently, differentiate into new forms. On Formosa *Longistigma liquidambarus* Takah. dwells on *Liquidambar* (*Hamamelidaceae*).

**Aphidinae.** Some genera of *Aphidinae* live upon ferns (*Osmundaceae* and *Polypodiaceae*): *Amphorophora* Buckt. in N. America and Europe, *Macrosiphum* (?) *polypodicola* Takah. in Formosa and Sumatra, *Idiopterus* Davis in N. America and Australia (G. H. HARRIS 1931), *Atarsos* Gillette in N. America, and a peculiar genus nearly allied to *Atarsos*

but having the frontal antennal tubercles similar those in *Myzodes persicae* Šulz. in Ussurian district (and Japan?), *Mastopoda* Oestl. in N. America and others. *Atarsos*, *Mastopoda* and new genus from Ussurian district have strongly modified legs, the tarsus being almost completely reduced (fig. 23 B, p. 24). Several species live upon *Coniferae*: *Siphonantrophia cupressi* Swain on *Cupressus* in N. America, *Sanbornia juniperi* Pergande in N. America, *Liosomaphis abietina* Walk. on *Picea* needles in Europe and N. America and some others. But evidently, neither ferns nor *Coniferae* were very suitable for *Aphidinae*; their time of bloom coincided with the appearance of *Anthophyta*. The green *Aphis* L. dwells upon *Salix* (*A. saliceti* Kalt.), *Urtica* (*A. urticaria* Kalt.), *Ribes* (*Saxifragaceae*) (*A. grossulariae* Kalt.), upon different *Rosaceae*: *Filipendula* (*A. ulmariae* Schrank), upon *Labiatae* and others. — Of the genus *Anuraphis* Guercio: *A. aconiti* Mordv. dwells upon *Aconitum lycoctonum* (*Ranunculaceae*), *A. lychnidis* L. upon *Lychnis* (*Caryophyllaceae*, subf. *Sileneae*), but the greatest number of species dwells upon *Prunoideae*, that means that when *Prunoideae* appeared they proved to be especially suitable for *Anuraphis* (According to N. Kuznetzoff, *Rosales* belong to intermediary types of *Anthophyta*). — Of the genus *Dentatus* v. d. G.: *D. radicola* Mordv. dwells on the lower part of the stalks and partly upon the roots of *Rumex* and *Rhoeum* (*Polygonaceae*), but the greatest number of species is connected with *Pomoideae*. *Myzus* Pass. (*M. cerasi* Fabr. upon the tip of shoots and leaves of *Cerasus*) is undoubtedly related to *Dentatus* (there are [in *Myzus*] median tubercles on the head and pronotum), although it dwells upon *Cerasus* (*Prunoideae*). The genus *Macrosiphum* Pass. (green species) dwells upon ferns (*M. polypodicola* Takah.—Formosa, Sumatra), *Salix* (*M. laevigatae* Essig in South California), *M. liriodendri* Monell upon *Liriodendron* (*Magnoliaceae*) in N. America, *M. venae-fuscae* Davis upon *Polygonum* and *Rumex* (*Polygonaceae*) in N. America, *M. stellariae* Theob. upon *Stellaria* (*Caryophyllaceae*, subf. *Alsinoideae*) in Europe, the greatest number of species, however, lives upon *Rosaceae* (*Rosa*, *Filipendula*, *Geum*, *Crataegus* (N. America, Turkestan), only a few species live upon *Leguminosae*; single species dwell upon more recent plants: *M. tiliae* Monell upon *Tilia* (N. America), *M. tabaci* Perg. upon *Nicotiana* (N. America), *M. melampyri* Mordv. upon *Melampyrum* (*Scrofulariaceae*) in Europe, *M. nasonovi* Mordv. upon *Vaccinium oxycoccus* in N. Europe. *Macrosiphum gei* Koch dwells upon *Geum urbanum* (*Rosaceae*) as well as upon *Chaerophyllum* and *Anthriscus*, but upon *Umbelliferae* the species has not yet modified. The green *Macrosiphum*, having removed

upon *Campanulaceae* and *Compositae*, probably were somewhat modified here (a shining dark-bronze or brown<sup>1</sup>), and sometimes almost black coloration, a greater than in *Macrosiphum* number of hairs on the cauda), and opened a new series of species of the genus *Megalosiphum* Mordv. However, *M. fallacis* Nevsky lives upon *Juglans fallax* in Turkestan (and Transcaucasia?). It may be, that the green *Macrosiphum*, having removed upon *Anthemideae* (of *Compositae*) had here given origin to the species of the genus *Macrosiphoniella* Guercio (*M. atra* Guercio, *M. artemisiae* Boyer de F. and others on *Artemisia*, *M. mille-*

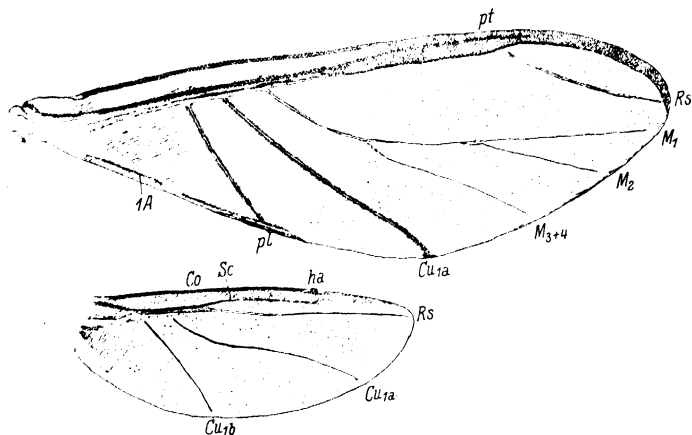


Fig. 36. Wings of *Longistigma caryae* Harris. Forewing 8.07—2.56 mm., hindwing 4.27—1.50 mm. (St. Louis, on *Platanus occidentalis*, 30. IX. 1919. J. DAVIS.) Lettering as in fig. 1 and 2.

*folii* Deg. upon *Achillea millefolium*, etc.), though the origin of *Macrosiphoniella* may prove to be different.

The *Cinarinae* (*Lachninae*), living upon *Coniferae* (*Cupressineae*, *Abietineae*) are rather closely related to the genera living upon foliage trees and bushes: *Longistigma* Wilson, *Tuberolachnus* Mordv., *Stomaphis* Buckt. The venation of the forewings of *Cinarinae* from *Coniferae*, however, has modified much more than that of other *Cinarinae*; thus, they have a considerably elongated pterostigma and *Rs* separating from the very extremity of pterostigma, and becoming very short and straight. In *Longistigma* (fig. 36) the long pterostigma curves along the anterior

<sup>1</sup>) Sometimes *M. rosae* L. upon the sprouts of *Rosa* shows a rustybrown form, that does not differ from the typical green one in anything except the coloration. It seems that the same thing happens with *M. funestum* Macch.: MACCHIATI described the brown form for Italy, and in Transcaucasia I met only the green one (on the sprouts of *Rubus*).

margin of the wing towards the apical extremity of the wing and *Rs* separates from the pterostigma at a certain distance from the apical extremity of the wing, though not very long but more considerable than in *Cinarinae* from *Coniferae*. The pterostigma of *Longistigma* resembles the pterostigma of primary aphids much more than that of the *Cinarinae* from *Coniferae* do (fig. 12, p. 13). This is evidently the reason why *Longistigma* cannot be considered as a descendant of *Cinarea* from *Coniferae*, and may only have had common ancestors with them. The same considerations may be applied also to *Tuberolachnus* Mordv. and *Stomaphis* Buckt. Some peculiarities of *Stomaphis* may be connected with the conditions of life in the cavities and crevices in the bark on the trunks of trees, viz. relatively short legs and extremely long proboscis the last joint of which being elongated and tapered<sup>1</sup>); the wings, however, being used only for flight, cannot be set in connection with the conditions of dwelling and reflect more ancient relations of structure. *Stomaphis* dwell upon the most ancient woody *Anthophyta*: *Salicaceae* (*St. bobretzkyi* Mordv., *St. longirostris* Pass.), *Fagaceae* (*Quercus*—*St. quercus* L.; *St. graffii* Cholodk.), *Juglandaceae* (*Juglans manshurica*—*St. sp.*), *Ulmaceae* (*Ulmus*—*St. sp.* in Japan), *Hamamelidaceae* (*Liquidambar*—*St. liquidambarus* Takah. in Formosa; this appears to be a distinct genus, as the hind legs are rather long, the 2nd joint of the tarsus is four times longer than the first). It may be that *Stomaphis* living upon *Acer* (*St. longirostris* Pass.) differs in some features from *Stomaphis* living upon *Salix* and *Populus*, and the question must yet be reexamined. The origin of *Tuberolachnus* (*T. salignus* Gmel., upon the branches of *Salix*, in the whole Holarctic) is made unclear by the fact that *Salix* is the secondary host, and the primary host is unknown, and even has vanished may be (MORDVILKO 1931). The origin of *Maculolachnus* Gaumont (*M. rosae* Cholodk. upon the branches of *Rosa* in the whole Holarctic) is obscure, that is we do not know, from which more ancient plant this species migrated upon *Rosa*. — The genus *Trama* Heyd. (hind tarsi are much of the same length as femora) dwells upon the roots of *Compositae* and also of *Ranunculus*, *Rumex*, *Phaseolus*; but these aphids are exsules upon secondary hosts, and their primary hosts are entirely unknown, it is not unknown, whether they exist anywhere or have completely vanished. The venation of wings (slightly trapezoidal pterostigma, slightly curved *Rs*, separated from

<sup>1</sup>) The rostrum of *Stomaphis* seems to have been lengthened too much, far beyond the usefulness of it and this fact may possibly explain the great rarity of the *Stomaphis*-species.

the rear distal corner of pterostigma) is less specialized, than in other *Cinarinae*, and especially in those from *Coniferae*.

The genus *Pterochlorus* Rond. (*Lachnus* Burm.) may be hardly referred to *Cinarinae*: trapezoidal pterostigma and strongly convex *Rs*; the structure of intestine resembles more that of some *Callipterus* Koch, than that of *Cinarinae*; all this separates *Pterochlorus* from *Cinarinae*. *Pterochlorus* live now upon the sprouts of *Quercus* and *Fagus* (Palearctic). The genus bears close resemblance to the genus *Pterochloroides* Mordv. (*P. persicae* Cholodk., upon branches and trunks of *Persica* and other *Prunoideae* in Transcaucasia, Middle Asia, Asia Minor, Punjab), but on the dorsal side of this latter genus there are two longitudinal rows of brown tubercles, and if we regard these as a more primary phenomenon, we cannot derive *Pterochloroides* from *Pterochlorus*.

The primary host for *Anoecia* Koch are some species of *Cornus* (section *Thelycrania*, subs. *Amblycarium*). But in general *Umbelliflorae*, to which *Cornaceae* belong also, are regarded by botanists (N. KUZNETZOF 1920), as one of the most recent plant types. From which more ancient plants *Anoecia* migrated upon *Cornus*, we do not know and neither do we know the true position of *Anoecia* in the system of aphids. In its habitus this genus resembles a little the *Cinarinae* (absence of cauda, similar cornicles), but there are slightly convex marginal tubercles, and at the same time the intestine is simple (unlike that of *Cinarinae*); reminds a little of *Pemphiginae* and especially of *Pemphigea* (in sexuparae as well as in emigrants of *A. corni* Fabr. there is sometimes a tooth-shaped projection in the proximal part of the 3rd antennal joint, which we find only in *Pemphigea* and very seldom in other *Pemphiginae*). C. BÖRNER (1930) places *Anoecia* in the group *Thelaxini* (otherwise *Vacunini*).

All the 3 or 4 tribes of the subfam. *Pemphiginae*—*Pemphigea*, *Phloeomyza*, *Eriosomea*, *Fordea*—are related with each other, but in the question of the origin of separate tribes we meet with certain difficulties. Nevertheless the tribe *Pemphigea* (primary hosts *Populus* species) may be considered as primary, its primitive forms at least: *Asiphum* Koch, *Pachypappa* Koch and partly *Thecabius* Koch. The genus *Asiphum* may be regarded as the form from which all other *Pemphigea* were derived: the media of forewings 2-branched, cornicles still absent; in *Pachypappa* a similar venation, but cornicles present, and in *Thecabius* there are no cornicles yet, and media became simple. The genera: *Prociophilus* Koch and *Pemphigus* Hartig may be easily derived from *Asiphum*. In *Pemphigus* the media of forewing became simple as well as in

*Prociphilus*, but in some *Pemphigus* small cornicles appear already. In *Pemphigea* there are rudimentary gonapophyses (in adult state), dorsal glandular groups, primary or constant rhinaria supplied with a «cilia» crown. The tribes *Eriosomea* (fig. 17, p. 17) (primary hosts *Ulmus* species) and *Fordea* (fig. 38, p. 50) (primary hosts *Pistacia* and *Rhus*) resemble each other to a certain degree: similar venation of the hind wing (partly also of the forewing), but almost in all *Eriosomea* especially in winged forms the cornicles are present, whereas they are lacking in *Fordea* (primary phenomenon), besides, almost in all *Eriosomea* the rudiments of gonapophyses are lost (but they apparently persisted in *Tetraneura* Hart., where they have the form of two lateral outgrowths (lobes) (upon the anal sternum), and in the primary *Fordea* (*Pemphigella* Tullgr., *Aploneura* Pass., *Slavum* Mordv., *Geocica* Hart) at any rate two lateral gonapophyses were maintained. In all *Fordea* the venation of forewings is more reduced than in *Eriosomea*: in *Fordea* the media is simple, whilst in some *Eriosomea* (*Eriosoma* Leach, *Georgiaphis* Max. et Hottes and *Colopha* Monell) it is still two-branched. Of all *Fordea* the glandular groups in all generations are maintained only in the primitive genera: *Pemphigella*, *Slavum*, *Aploneura*, and in other genera they are lacking in exsules on secondary hosts.

Thus, we come to the conclusion that it is impossible to derive *Fordea* from *Eriosomea* and vice versa. Apparently both *Eriosomea* and *Fordea* descended from primary *Pemphigea*, such as, for instance, *Asiphum* Koch. But in this case in both *Eriosomea* and *Fordea* *R* and *Rs* of the hind wings straightened in the same way, and similarity in the venation of the hind wings resulted independently.—As regards to the genus *Phloeomyzus* Horvath it must be said, that it has very early differentiated from other *Pemphigea*; it maintained a winged bisexual generation (N. CHOLODKOVSKI 1921) (primary phenomenon), a two-branched media, though not reduced in its proximal part (primary phenomenon), as it is the case in other *Pemphiginae* (secondary phenomenon), but, on the other hand, its free part separates from *R* at the beginning of the pterostigma (secondary phenomenon), whereas in other *Pemphiginae* the proximal part of the media, though undeveloped, separates considerably before the pterostigma. In hind wings *R* and *Rs* form a straight line. The cornicles appeared in *Phloeomyzus* (secondary phenomenon). *Phloeomyzus* may be separated into a special tribe—*Phloeomyzae*.

Subfamily *Callipterinae*. *Thelaxina* (*Vacunina*) and *Hormaphidina* form one natural tribe *Thelaxea*. *Thelaxina* live upon *Fagaceae* (*Quercus*, *Castanea*) and *Betulaceae* (*Betula*, *Alnus*) and as to *Hormaphidina*, their

primary hosts were *Hamamelidaceae* (*Hamamelis*, *Distylium*), then partly *Styrax* (*Styracaceae*), whereas the primary hosts of many *Oregmini* (*Cerataphis* Licht., *Doraphis* Mats. et Hori, different *Oregma* Buckt.) are unknown. Which of the two subtribes is more ancient? Some peculiarities of structure speak in favour of *Hormaphidina*: the venation of the wing still shows many primary characters: both branches of  $Cu_1$  ( $Cu_{1a}$  and  $Cu_{1b}$ ) approach each other with their proximal ends, and in *Hormaphis* Osten-Sacken (*H. hamamelidis* Fitch, *H. betulae* Mordv.) they even fuse on a certain distance, and the proximal part of the media is directed towards the beginning of  $Cu_1$ . Whereas in *Thelaxina*  $M$  is fused with  $R$  on a considerable length, and its free part separates from  $R$  in the proximal region of the pterostigma; the common branch of  $Cu_1$  is also fused with  $R$  and  $M$ , and the free parts of  $Cu_{1a}$  and  $Cu_{1b}$  are given off the longitudinal vein, each one separately: all these are more recent changes in the primary type of venation. *Hormaphidina* have in most cases maintained the dorsal glandular groups, though marginal groups of many forms are strongly changed in wingless *Aleurodes*-like virgins—exsules (s. p. 28). On the opposite in *Thelaxina*, with the exception of *Travaresiella* Guercio, the glandular groups are lost. It is interesting to note that the secondary hosts for heteroecious *Hormaphidina* are: *Betula* for *Hormaphis*, *Quercus* and *Ficus* for *Astagopteryx* Karsch, *Populus* for *Doraphis* Mats. et Hori, this seems to show that the primary hosts of *Hormaphidina*, at least *Hamamelis* and *Distylium* (*Hamamelidaceae*) are more ancient than these secondary hosts.—In most *Thelaxea* (*Thelaxes* [Vacuna Heyd.], *Glyphina* Koch) the cornicles are conspicuously on the 6th abdominal tergum; but in *Oregmini*: *Ceratovacuna*, *Oregma*, *Cerataphis* (fig. 27—29),—on the 5th (in *Hormaphis betulina* Horv. seemingly on the 6th), and this shows that the ancestors of *Thelaxea* had no cornicles, but that they appeared in them later, in each group independently and this is the reason why they appeared in some cases on the 6th abdominal segment and in others on the 5th.—In general the ancestors of *Thelaxea* resembled the primary *Hormaphidina* more than *Thelaxina*.

*Thelaxea* have a whole series of peculiarities in common with *Callipterea*: wartlike cauda, medial cut of the anal sternum (therefore two lateral lobes), sometimes there are dorsal glandular groups, or they are replaced by tubercles, projections and sometimes are completely lost: in females of many genera of *Callipterea* there are on the sides of 5—7th abdominal sterna glandular fields similar to those of *Thelaxea*. The wings when at rest are folded in the shape of a roof, the original venation



is more complete, than in *Thelaxea*, as media typically is three- or two-branched, antennae are 6-jointed. Cornicles are usually on the 6th abdominal tergum (fig. 31 A, p. 29), but in *Siphina* (*Sipha* Pass., *Atheroides* Halid—fig. 31 B) distinctly on the 5th, which shows that in different groups of these aphids cornicles appeared independently.

Single genera of the tribe *Callipterea* are very ancient; *Neophyllaphis* Takahashi, for instance, is probably contemporary with *Podocarpus* that is it exists may be from the Jurassic period. About the age of other *Callipterina* we can judge by their hosts: *Salicaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Juglandaceae*, *Ulmaceae*. We have already considered some cases of removal from more ancient hosts upon the later ones (p. 11—12, 36). Some forms migrated upon *Leguminosae*, *Tilia*, *Acer* and others, a few upon *Cyperaceae*, and only *Siphina* gave a series of forms on *Gramineae*. Other plants proved to be little suitable for *Callipterea*.

I refer the genus *Mindarus* Koch to *Callipterinae* as a separate tribe *Mindarea*. There is a cauda here though not wart-like, as in most *Callipterinae*, but finger-like, and on the sides of 5—6th abdominal sterna females have glandular fields (fig. 33, p. 33), similar to those of *Thelaxea* and of many *Callipterea*. *Mindarus* dwells in all Holarctic upon *Abies* and some *Picea* (*P. alba* in N. America). *M. abietinus* Koch seems to have not changed almost at all from oligocene (Prussian amber—»*Aphis*« *transparens* Germar—fig. 8, p. 8).

*Greenideinae*. The most characteristic peculiarities of the group are: absence of cauda, walls of siphons covered with long hairs, abdominal segments (6—8) strongly shortened (behind the siphons), which makes the siphons seem to sit almost upon the end of abdomen (fig. 10, p. 9). There is a remarkable peculiarity that nearly in all the species of this group females as well as males are winged. This shows that this group separated from other aphids at a very remote period, when sexuales were only alate in all *Aphididae*. Proboscis is thin, its last joint being thin and elongated in spite of the fact that these aphids suck on the underside of leaves and on the tips of the shoots of trees and bushes. The Aphids are connected chiefly with the ancient trees and bushes: *Myrica* (*Myricaceae*), *Quercus*, *Lithocarpus*, *Castanopsis* (*Fagaceae*), *Ficus*, *Artocarpus* (*Moraceae*), *Anona muricata* (*Anonaceae*), *Distilyum stellare* (*Hamamelidaceae*). Here also some forms migrated from more ancient plants upon the more recent, e. g. upon *Mangifera* (*Anacardiaceae*), *Psidium*, *Rhodomyrtus* (*Myrtaceae*), *Lagerstroemia* (*Lythraceae*), *Trachelospermum* (*Apocynaceae*) and others. *Paratrichosiphum tenuicarpus* Okajima dwells

on *Fagaceae*, but (the same species?) may dwell also on *Lagerstroemia* (*Lythraceae*) (TAKAHASHI 1923); *Greenidoida elongata* v. d. Goot dwells on the leaves of *Bridelia* (*Apocynaceae*). At the present time the group is connected in its distribution with the South-Eastern Asia, reaching Manshuria and Amur district in the Nord [*Greenidea kuwanai* Perg. and *Paratrachosiphum tattakanum* Takah.(?) on *Quercus*] and Ceylon, Java and even Australia (G. H. HARDY 1931) in the South. In miocene, however, some species existed also in Europe (cp. p. 8, fig. 9).

Already from this concise review of groups in connection with their food plants, we see that their origin goes far back into the past at least up to the Cretaceous period and in general to *Mesozoic* time.

The evolution of aphids is indissolubly connected with the evolution of cycles of their generations. About the evolution of cycles and the origine of heteroecy I have already spoken in other places (1928, 1930); here I will point out only the chief moments.

At the beginning there existed in aphids several bisexual generations; then spring and summer generations were replaced by virgins (the males having fallen out), which at first remained in all aphids simultaneously oviparous and winged. Oviparous virgins persisted in *Chermesidae*, and in *Aphididae* they became viviparous. This latter stage of the evolution of cycles we still find in some *Callipterea*. H. WILSON (1908) observed in *Drepanosiphum platanoides* Schr. (?) in California winged as well as wingless oviparous females and as in the genus *Drepanosiphum* Koch all virgins and males are winged, so in the N. American *D. platanoides* all forms of individuals may be winged. But already in Europe, and also in N. America, even in California (A. SWAIN 1919) in *D. platanoides* only wingless females are found, but males and all virgins are winged. The same may be observed in many other genera of the tribe *Callipterea*: *Euceraphis* Walker, *Calaphis* Walsh, *Tuberculatus* Mordv., and others. In these genera fundatrices although winged differ nevertheless from summer winged virgins; they have, for instance, shorter antennae and legs, sexuparae (gynoparae?) also differ a little from summer virgins. Females of bisexual generation become apterous earlier than males. Both winged sexes persisted up till now only in single genera or species, although belonging to different subfamilies and tribes of *Aphididae*; of the subf. *Callipterinae*: *Neophyllaphis podocarpi* Takah. (in Japan and Australia), *Drepanosiphum platanoides* Schr. (sometimes in California), *Tamalia coweni* Crell.; of the subf. *Greenideinae*: *Greenidea kuwanai* Perg., *Paratrachosiphum tenuicorpus* Okajima, *Paratr. tattakanum* Takah., and others (Far East of Asia); of the subf. *Setaphidinae*: *Cervaphis*

*quercus* Takah. (Japan); of the subf. *Pemphiginae*: *Phloeomyzus passerinii* Sign. (Palearctic). Winged males persisted in many genera and species of the family *Aphididae* except *Pemphiginae*, but in some cases they occur already simultaneously with wingless males of the same species or lastly give way to the latter altogether. The extreme limit that the sexual individuals reach in their modifications are larviform beings, first with beaks, and lastly without them. This phenomenon occurs in the subfam. *Pemphiginae* (except *Phloeomyzus* Horvath) and in the subf. *Phylloxerinae*. In the genus *Stomaphis* Buckt. males are already larviform and deprived of proboscis, whereas females have beaks and are rather big in size. As the females of *Chermesidae* lay one egg only, they have lost the receptaculum seminis<sup>1)</sup>, which became superfluous, but maintained the paired colleterial glands. In females of *Pemphiginae* the receptaculum seminis is, probably, absent as well. Oviparous virgins of *Chermesidae* have paired colleterial glands but the latter are failing in viviparous virgins of *Aphididae*.

From all virgins, fundatrices become wingless first, later on wingless virgins appear also in summer generations; and thus at first fundatrices differ very little from summer apterous virgins, but afterwards they become more and more modified; and at last change into big clumsy sacks with weakly developed sensoria, short appendages and a tremendous fecundity (as in *Chermesidae*, different *Pemphiginae*, *Hormaphidina* and partly in *Aphidinae*). However, we find such fundatrices only in those cases, when they, sucking upon leaves and leaf petioles or upon the tips of young shoots, greatly deform them: leaves and petioles become crooked, leaves become twisted, upon leaves and petioles closed sack-galls are formed<sup>2)</sup>. If, however, fundatrices suck upon sprouts, or if even upon leaves, but these latter are not deformed, then fundatrices are little modified, as compared with summer apterous virgins. Such are different *Cinarinae* upon sprouts of trees and bushes, different *Callipterea* upon the surface (generally the lower surface) of leaves of trees and bushes, *Siphina* upon leaves of *Gramineae*, *Tripsaphis*

<sup>1)</sup> What was formerly considered to be the receptaculum seminis of *Chermesidae* proved to be an impaired sack-gland, the duct of which opens at the end of the middle gonapophyseal projection of the 9th abdominal sternum.

<sup>2)</sup> These deformations of plants undoubtedly owe to the secretion of salivary glands, which in its turn is connected with the fine structure of these glands, and it is evident that the salivary glands must have passed a certain evolution (by the way of the series of mutations) from more simple structure and to more and more special, before these aphids acquired the faculty of deforming leaves and shoot tips and of building various galls.

Gill. (*Callaphis* Mordv. 1908) upon leaves of *Carex*, *Greenideinae* and others.

The cycles of generations in plant-lice could develop only in the conditions of a moderate climate with its seasons; whereas in the conditions of a tropical climate with its constant, even climate such cycles would be impossible; and indeed in tropics the bisexual generation that in moderate climate appears towards the end of the season falls out entirely, and only winged and wingless virgins remain. This shows also that plant-lice are not primary inhabitants of tropics, but that they penetrated there from countries with a moderate climate, otherwise they would maintain in tropics bisexual reproduction, like *Coccodea* and *Aleurododea* for instance.

In cycles of generations apterous individuals are very often extremely modified, as compared with the original winged form, and this is one of the reasons why they are a material relatively little fit for judging of the affinity of forms and of their genesis. But very often the apterous maintain peculiarities that allow us to judge of their systematic position, as for instance cauda of a certain form, lateral glandular groups in oviparous females of *Callipterinae*, dorsal glandular groups, etc.

It was already noted before that when in the history of Earth, or of a given region only, new plants appear, plant-lice from some other more ancient plants may remove upon them. But with all their generations plant-lice migrate only in case if their fundatrix is not very strongly modified in comparison with summer virgines, because then should any generation get accustomed to a new plant, it is evident, that such would be the case of all the others, the fundatrix included. On the contrary, if the fundatrix had been strongly modified upon the former host, having become adapted to the special conditions of life on the host (formation of galls, deformation of leaves and shoots), then they would scarcely get accustomed to a new plant from a completely different group, though it might be suitable for summer generations. The result will be first a facultative migration (heteroecy), when a species can yet complete a whole cycle of generations on the same primary host, but at the same time, its summer generations, sexuparae included, may develop upon a new, secondary host, and later on comes a regular obligatory migration (heteroecy), when in summer aphids can live and reproduct only on the secondary host (exsules, colonici). In the second or third generation when winged virgines (emigrantes) appear, plant-lice migrate from the primary host upon the secondary host, and when on this latter winged sexu-

parae (or males and gynoparae) appear, they fly back upon the primary host where the cycle of generations is completed.

The secondary hosts are rather seldom overground parts of woody plants, generally they are herbaceous plants or roots of herbaceous as well as woody plants. In summer herbaceous plants and different roots present better conditions of nutrition for plant-lice, than their primary hosts (MORDWILKO 1901, 1908). Upon secondary hosts exsules often can hibernate and in general multiply continually for an indefinitely long time, but only parthenogenetically, because if even sexual individuals appeared here, fundatrices could not get accustomed to these plants

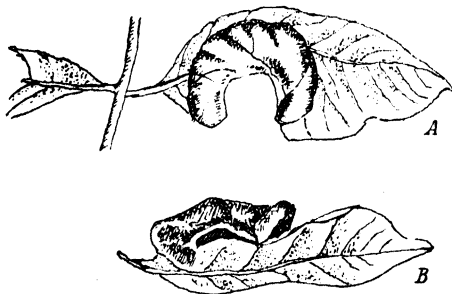


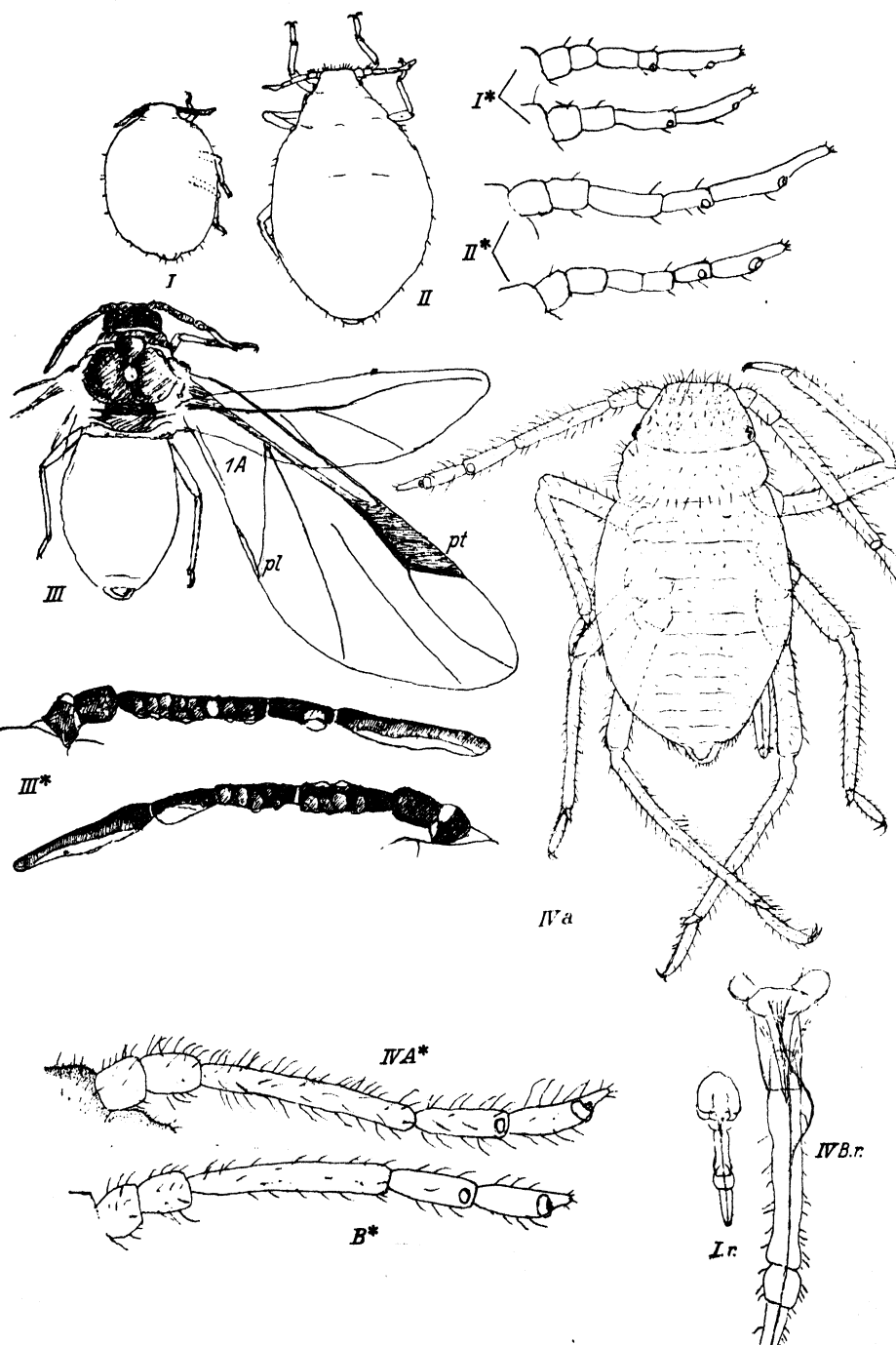
Fig. 37. Galls of *Forda formicaria* Heyd. (*Pemphigus semi-lunarius* Pass.) on the leaflets of *Pistacia terebinthus*, natural size (Vicinity of Nice, 28. VIII—8. IX, 1928, collected by Dr. GR. TREGUBOFF). B, the open gall. In galls 3 generations develop: fundatrix, wingless fundatrigenia and emigrants; All have orange colour, except adult emigrantes, and a short rostrum.

at all (having been highly specialized upon the primary host) and perished; only ordinary virgo-larvae (in the first and sometimes in the second age) hibernate on the overground parts of secondary hosts, and towards the spring and summer beginning they grow into special wingless virgins, the so called fundatrices spuriae, which sometimes resemble fundatrices verae; however, if the hibernation

takes place in the ground or if even upon the overground parts of plants, but in districts with soft warm winter, then in that case virgins of different age can hibernate, and no special fundatrices spuriae appear. Upon secondary hosts two kinds of winged virgins may appear: virginiparae, that remain on the spot or fly upon a new plant, but also a secondary host, and sexuparae, that must fly over to the primary host. Sometimes winged virginiparae and winged sexuparae differ from each other (for instance in *Anoecia corni* Fabr., *Thecabius affinis* Kalt.) and sometimes they are almost alike (ex.: *Fordea*, *Eriosomea*). Winged emigrants and winged exsules, especially sexuparae, sometimes differ very little (*Eriosomea*; some *Fordea*, as for instance *Aploneura* Pass., *Slavum* Mordv.) or, on the contrary, are strongly different (most *Fordea*, *Pemphigea*). Apterous exsules (upon secondary hosts) are often more or less considerably different from apterous virgins of the 2nd generation (and sometimes also of the 3rd, when it exists) upon the primary host (fundatrigeniae

according to BÖRNER), and even newly born exsul larvae or similar to them larvae laid by emigrantes differ from larvae, produced by fundatrices or apterous fundatrigeniae. Apterous exsules and fundatrigeniae may differ in the number of joints in antennae, in the relative length of antennae and their joints, in the length of the beak and its last joint, in the number and distribution of the dorsal glándular groups (as for instance in many *Pemphigea*: *Thecabius affinis* Kalt., *Pemphigus bur-sarius* Tullgr. (*lactucarius* Pass.), in *Fordea* etc.), in form of hairs (in *Geoica* Hart) etc. In general, in connection with heteroecy, the polymorphism of generations strongly increases, because here new groups of generations and forms of individuals appear that must adapt themselves to the new conditions of life, and the number of different forms of individuals may be 6—8, and this in the same species; fundatrix, sometimes wingless fundatrigenia, always winged (only in *Phylloxera vastatrix* wingless—MORDVILKO 1930) fundatrigenia-emigrans or emigrant; wingless exsul-virgin, sometimes fundatrix spuria, winged virginipara, winged sexupara, female, male.

Exsules are often so very different from the generations upon primary hosts (fundatrix and fundatrigeniae), that they were formerly described as separate species, and indeed often-especially in *Hormaphidina*, *Pemphiginae* and *Chermesinae*—it is difficult to connect them with fundatrigeniae. This is often helped as young stages of posterity produced by emigrants, though differing from the young stages of previous generations (fundatrigeniae) are very much alike the young stages of exsules (upon secondary hosts). The changes proceeding in structure of exsules quite correspond to the process of species building, and here we can clearly see, that in aphids the transition upon new hosts is the chief stimulus of divergence of forms and of species building. However, the divergence of forms may also proceed on the same host, as the conditions of existence may be different upon different parts of the same plant: the upper and lower surface of the leaf, between great nerves of the leaf, near the chief nerve, upon leaf plate and petiole, upon leaves, sprouts, trunks, upon young and old sprouts, young and old trees, etc. For instance upon sprouts and trunks of *Picea excelsa* (or *P. obovata*) several species of *Cinara* Curtis (*Lachnus auctorum*) dwell, as well as upon *Pinus silvestris*, and upon the latter there are two more dwelling upon needles (*Schizolachnus tomentosus* Deg. and *Eulachnus agilis* Kalt.); upon leaves and petioles of *Populus nigra* (or *P. pyramidalis*) a whole series of *Pemphigea* dwell and in the crevices of the fresh bark upon branches and trunks *Ploeomyzus passerinii* Sign.; upon leaves of *Ulmus*



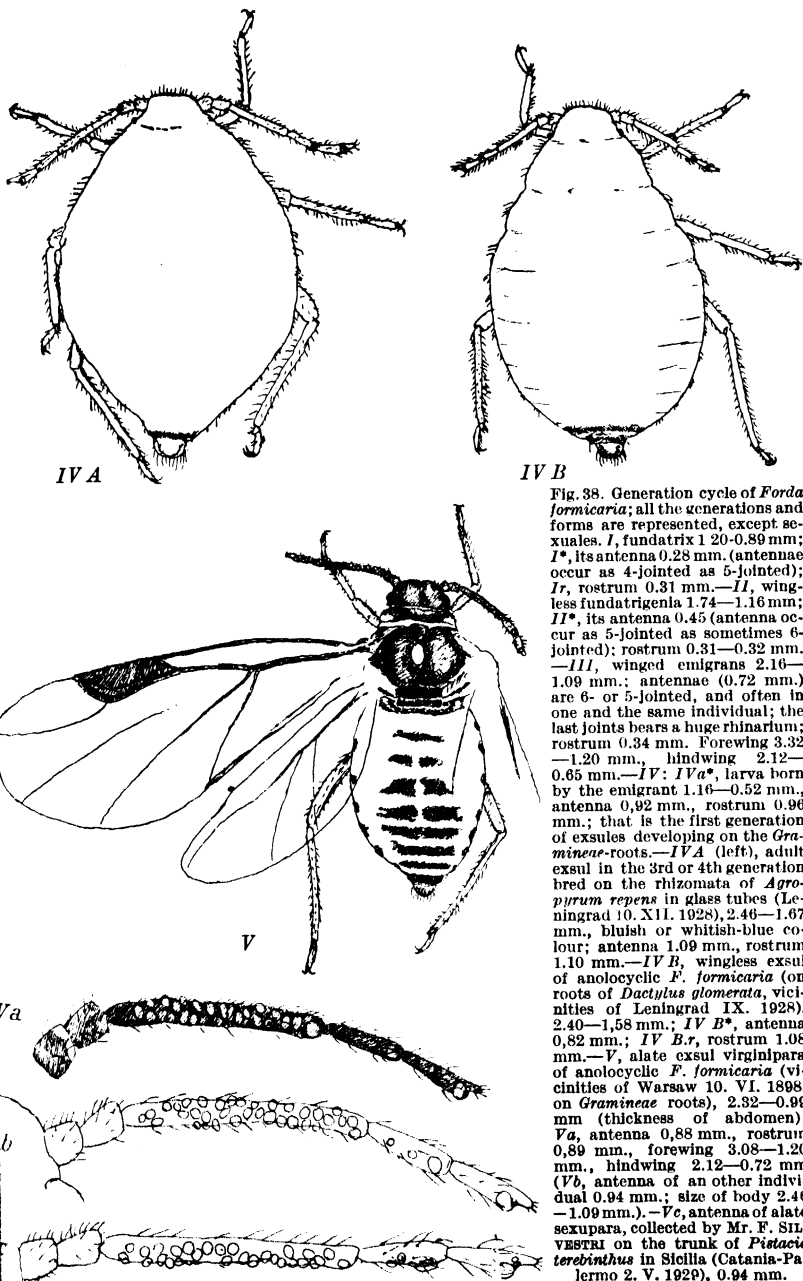


Fig. 38. Generation cycle of *Forda formicaria*; all the generations and forms are represented, except sexuales. *I*, fundatrix 1.20–0.89 mm.; *I\**, its antenna 0.28 mm. (antennae occur as 4-jointed as 5-jointed); *I*r, rostrum 0.31 mm.—*II*, wingless fundatrigenia 1.74–1.16 mm.; *II\**, its antenna 0.45 (antenna occur as 5-jointed as sometimes 6-jointed); rostrum 0.31–0.32 mm.—*III*, winged emigrans 2.16–1.09 mm.; antennae (0.72 mm.) are 6- or 5-jointed, and often in one and the same individual; the last joints bears a huge rhinarium; rostrum 0.34 mm. Forewing 3.32–1.20 mm., hindwing 2.12–0.65 mm.—*IV*: *IVa\**, larva born by the emigrant 1.16–0.52 mm., antenna 0.92 mm., rostrum 0.96 mm.; that is the first generation of exsules developing on the *Gramineae*-roots.—*IVa* (left), adult exsul in the 3rd or 4th generation bred on the rhizomata of *Agropyrum repens* in glass tubes (Leningrad 10. XII. 1928), 2.46–1.67 mm., bluish or whitish-blue colour; antenna 1.09 mm., rostrum 1.10 mm.—*IVb*, wingless exsul of anolocyclic *F. formicaria* (on roots of *Dactylus glomerata*, vicinities of Leningrad IX. 1928), 2.40–1.58 mm.; *IVb\**, antenna 0.82 mm.; *IVb\**, rostrum 1.08 mm.—*V*, alate exsul virginipara of anolocyclic *F. formicaria* (vicinities of Warsaw 10. VI. 1898, on *Gramineae* roots), 2.32–0.99 mm (thickness of abdomen); *Va*, antenna 0.88 mm., rostrum 0.89 mm., forewing 3.08–1.20 mm., hindwing 2.12–0.72 mm. (*Vb*, antenna of another individual 0.94 mm.; size of body 2.46–1.09 mm.).—*Vc*, antenna of alate sexupara, collected by Mr. F. SILVESTRI on the trunk of *Pistacia terebinthus* in Sicilia (Catania-Palermo 2. V. 1929), 0.94 mm.



*campestris* and *U. montana*—a whole series of *Eriosomea* (3 or 4 species of *Eriosoma* Leach, 2 species of *Tetraneura* Hart., *Gobaishia pallida* Hal.); upon leaves of *Pistacia terebinthus*—4 or 5 species of *Forda* Heyd., *Paracletus cimiciformis* Heyd., *Geoica utricularia* Pass., *Pemphigella cornicularia* Pass.; upon leaves of *Carya* in N. America a whole series of *Phylloxerinae* etc.<sup>1)</sup> Upon different species of *Populus*, upon different species of *Ulmus*, upon different species of *Pistacia* etc. in similar conditions, different although closely related species of aphids dwell, which means that the divergence of plant forms is usually followed by the divergence of aphid forms and from the other side as long as a given species is connected with one host, with certain definite conditions of existence upon it, so then so long as these conditions are not changed, aphid forms remain unchanged and sometimes during whole geological periods (*Neophyllaphis podocarpi* Takah. upon *Podocarpus*, *Mindarus abietinus* Koch upon young sprouts of *Abies*, *Tuberolachnus salignus* Gmelin upon sprouts of *Salix*, exsules of *Trifidaphis phaseoli* Pass. upon the roots of herbaceous *Cotyledones* etc.). However, even in such aphids the evolution of different generations and individual forms (e. g. of fundatrices, also of sexuales) may continue and continues really.

In many plant-lice the evolution of cycles is already completed but they have not yet adopted heteroecy as apparently no secondary hosts suitable for them have as yet appeared in the history of Earth. It happens that in the same genus of plant-lice and even upon the same primary host, as for instance upon *Populus nigra* or upon *Ulmus campestris* or *U. montana*, some species became heteroecious and the other did not do it yet, which shows that different species have different requirements, as regards life conditions. At any rate for the rise of heteroecy two conditions are necessary: 1, the evolution of the cycles of generations must be completed on some primary host, and 2, in the history of Earth or of a given region only, suitable secondary hosts must

---

<sup>1)</sup> If the species of one and the same genus of *Pemphigea*, *Eriosomea* or *Forda* form various galls on the leaves of the same species of elm, poplar or *Pistacia*, this fact may be explained only in the following way: in one and the same primary aphid species there appeared various mutations concerning the fine structure of salivary glands; one of them could cause a certain deformation of leaves, the second—a different deformation and so on and in this way various new places might be obtained in the economy of nature, and this process certainly was useful to aphids. Later on, new mutations in the same direction might only strengthen the already acquired peculiarities. And thus all various new species of the same genus could have their living on the leaves of the same tree species.

have appeared. If the evolution of the cycle is not completed yet, and new suitable hosts have appeared, the species will migrate upon it with all its generations and no heteroecy will occur. And if no suitable new hosts appeared plant-lice have nowhere to migrate. Thus, if *Pemphigus filaginis* B. de F. migrates from *Populus nigra* (or *P. pyramidalis*) upon the overground parts of *Filago arvensis*, *Gnaphalium uliginosum*, it means, that before the appearance of these *Compositae*, *P. filaginis* remained autoecious; same with *Siphocoryne pastinacae* L. (primary host—some species of *Salix*) that remained autoecious until *Umbelliferae* appeared, and if the species has not migrated upon *Umbelliferae* with all its generations, it means that fundatrices cannot yet accustomed to it, though apparently they are little modified in comparison with summer virgins<sup>1</sup>).

Therefore, we can say about any heteroecious species, that the evolution of its cycle had been completed before its secondary hosts appeared, especially in case when the secondary hosts are overground parts of plants. This is also the reason why in *Chermesinae* (primary host *Picea*) the cycles were completed at least as far back as the cretaceous period, as at that time their secondary hosts (*Abies*, *Tsuga*, *Pinus*, *Larix*) existed already. In *Eriosoma lanigerum* (primary host *Ulmus americana*) the cycle of generations had been completed before *Pomoideae* appeared in N. America, and *Crataegus*, for instance, existed in N. America and Greenland already in the cretaceous period (POTONÉ 1921, p. 377). In general the primary hosts of aphids must be more ancient than the secondary ones. But sometimes the secondary host is or seems to be more ancient. If the species of *Anuraphis* Guercio migrate from *Prunoideae* upon the stalks of *Compositae*, everything is in order, as *Rosales*, to which *Rosaceae* (with *Prunoideae*) belong also, belong (N. KUZNETZOF 1920) to the intermediary types of plants, and *Synandreae* with *Compositae* to the most recent. But if *Phorodon humuli* Schr. migrates from *Prunus* upon hops (*Humulus lupulus*), the rule seems to be violated, because *Urticales*, to which at last *Humulus* also belongs, are considered to be most ancient plant types. But here we must remember, that among *Urticales* some families may be more ancient as, for instance, *Moraceae* (*Artocarpus* and *Ficus* are noted in N. American cretaceous period), also *Ulmaceae* and others may prove to be of a comparatively recent origin, and it may be that herbaceous *Humulus* just belongs to the latter.

---

<sup>1</sup>) But it may be, that the biology of this species is not enough studied.

However in case if migration is directed upon the roots of plants, then the secondary host may be both more recent or more ancient. The roots of plants are for some reason or other unsuitable for complete cycles of aphids, and almost no aphids are known, that would from the very beginning complete their cycles upon roots, and all aphids that now occur upon roots are exsules of heteroecious aphids or originated from the heteroecious ones. In general roots of plants can become only secondary hosts.

It might be interesting to dwell here for a while upon the cycle of generations of *Anoecia zirnitsi* Mordv. and partly *A. corni* F., as it became recently known (MORDVILKO 1931) and especially thanks to the observations of J. ZIRNITS (Latvia, Cesis). Primary host is *Cornus* (*C. sanguinea*, *C. sibirica*, *C. macrophylla* as to *Anoecia corni*, primary host of *A. zirnitsi* is unknown), secondary ones—roots of *Gramineae*. Fundatrices of *Anoecia* upon *Cornus* do not deform either tips of shoots (in *A. corni* they chiefly suck on the floral parts) or leaves and are little modified themselves in comparison with summer apterous virgins (although in *A. corni* antennae are 5-jointed and eyes 3-faceted, legs a little shortened) and especially in *A. zirnitsi* (antennae are 6-jointed and eyes multifaceted), and it seems that if the secondary hosts of *A. zirnitsi* happened to be overground parts of some plants, then this *Anoecia* would migrate upon them with all generations, and no heteroecy would take place. In the ground upon roots sexual individuals appear—apterous females as well as males, but the females of *A. zirnitsi* are larger in size than those of *A. corni* that develop in autumn on the lower surface of *Cornus sanguinea* leaves. The probable procedure is as follows: upon roots of *Gramineae* sexuparae occur, the wings of which are bitten off by ants (they hinder them from licking aphid excrements off), such sexuparae (being unable to fly upon *Cornus*) can deposit their bisexual progeny upon roots and this progeny may develop there. The eggs are taken care of by ants, that is why they can hibernate and in spring fundatrices larvae may hatch out of them. J. ZIRNITS in autumn 1930 collected a sufficient number of eggs into a glass-tube, and in spring (1931) about 150 larvae hatched out of them; he bred these upon roots of *Gramineae*, but only 5 individuals lived up till the adult state (beginning of June), and began to lay young ones in their turn. In that way, though not always, may be, a complete cycle of generations can be completed upon roots of *Gramineae*. Fundatrices-larvae did not suck on fresh tips of *Cornus sanguinea* shoots and this shows that this *Cornus* is no primary host of *Anoecia zirnitsi* and its primary host has probably disappeared in Europe.

This remarkable peculiarity of the cycles in *Anoecia zirnitsi* and may be, in some other *Anoecia* species (*A. pskovica* Mordv., *A. graminis* Gillette et Palmer) can only be explained by the assumption, that *Gramineae* and *Cyperaceae*, the roots of which play the part of secondary hosts, are more ancient than *Cornus*, or at any rate contemporaneous with it, i. e. that secondary hosts of *Anoecia* species existed already at the time when the cycle of generations upon *Cornus* were not yet completed. Nevertheless without the assistance of ants (they take care of the aphid-eggs) that kind of heteroecy would be impossible, for the eggs of aphids hardly could hibernate in the ground<sup>1</sup>). The phylloxeras entirely do not defecate and, therefore, they are not visited by ants. Only in connection with this fact in *Dactylosphaera vitifolii* (*Phylloxera vastatrix* Planch.) on the grape roots they hibernate not the eggs of virgins, but the larvae of the 1st stage. It must be noticed, that only the aphid eggs deposited in the ground need to be cared by ants; but the eggs on branches and trunks of trees do not need such a care. So, the ant *Lasius brunneus* does not entirely pay attention to the eggs of *Stomaphis bobretzkyi* Mordv. deposited in the cracks of the *Populus nigra* bark and under the latter, whilst the same eggs being offered to the *Lasius flavus* living in the ground at once evoke their care.

It may be, that something reminding of *A. zirnitsi* can happen in some species of *Trama* Heyd., that live upon roots of *Ranunculus*, *Rumex* (the most part of *Trama* species lives on roots of *Compositae*) provided their primary hosts (they are as yet entirely unknown) were more recent than *Ranunculus*, *Rumex*. G. DEL GUERCIO in 1899 wrote about apterous females and males of *Trama ranunculi* Guercio (he took them then for *Tr. radialis* Kalt.), and also about the eggs laid by the females. It may be that in *Trama* from eggs laid in soil and hatched in ant-nests fundatrices may come out and develop, but as yet no observations were made in that respect. It is improbable that something of that kind would occur in heteroecious *Eriosomea* as *Ulmus* (primary host) is apparently more ancient than *Gramineae*, *Cyperaceae*, *Rosaceae*, *Labiateae* (secondary hosts) and that is why there (in *Eriosomea*) the cycles of generations could be completed already before the secondary hosts appeared. If we pay attention to the recent *Fordea* (their primary hosts

---

<sup>1</sup>) Ants take care also of the eggs of some *Aphidea* in the ground: *Chomaphis tussilaginis* Mordv. (on the roots of *Tussilago farfara*, *Petasites*), *Dentatus radicola* Mordv. (on the roots of *Rumex*, *Rhoeum*), *Aphis plantaginis* Schr. (on the roots of *Achillea millefolium* and other herbs), *Aphis chloris* Koch (roots of *Hypericum*), and others.

are *Pistacia*-species, secondary ones are for the most part roots of various *Gramineae*), we shall see that their fundatrices are so modified, that they certainly cannot develop upon roots; but if *Gramineae* were more ancient than *Pistacia*, it might happen that *Fordea* would pass to heteroecy even before their cycles were completed upon *Pistacia* and their exsules might be similar with the fundatrigeniae and even fundatrices and in the ground might develop their fundatrices. As yet nothing of the kind was observed in root *Fordea*, and that shows, may be, that *Pistacia* is more ancient than the *Gramineae*. But as to ash-*Prociphilus* (secondary hosts—roots of *Abies*), *Lonicera-Prociphilus* (secondary host—roots of *Picea*) we must remember that ants do not visit the aphids secreting wax down that is why they cannot take care of the eggs of such plant-lice and the eggs of such plant-lice cannot hibernate in the ground. May be, the case of *Trifidaphis phaseoli* Pass., whose primary host is *Pistacia mutica*, and secondary hosts also represent some of the most *Anthophyta* types (*Centrospermae*: *Chenopodiaceae*, *Amaranthaceae*; *Polygonales*; *Rhoeadales*: *Papaver*, *Cruciferae*, and others), but whose exsules are covered with wax powder.

Heteroecy of aphids allows to judge, however, approximately, of the date, when the evolution of their cycles completed, as this evolution must have completed before their secondary hosts appeared that is most ancient of them, because, certainly, other secondary hosts may also appear much later; and from palæobotany we know the time of appearance or at any rate of existence of many secondary hosts of aphids. It was already spoken of *Chermesinae* and *Eriosoma lanigerum* (secondary hosts existed already in cretaceous period). *Phylloxerinae* could have differentiated from *Chermesinae* or from common ancestors only before the time when the generation cycles were completed in *Chermesinae*, before the time when they became so closely connected with *Abietinae*, that is considerably before the appearance of *Abies*, *Tsuga*, *Pinus*, *Larix*. Different *Phylloxerinae*, living upon *Carya* in N. America, apparently, have long ago completed the evolution of their cycles but if there was no transition to heteroecy, it might happen only because no suitable secondary hosts have appeared as yet. *Dactylo-sphaera vitifolii* Fitch (*Phylloxera vastatrix* Planch.) removed upon *Vitis* probably from *Carya*, evidently not having completed upon *Carya* the evolution of generation cycle, as it migrated with all its generations; but here *Phylloxera* was modified, the evolution of its cycles was completed, and it adopted a peculiar migration upon the roots of the same bush (*Vitis*) (MORDVILKO 1930).

One more phenomenon sometimes arises in the evolution of heteroecious plant-lice, viz. an anolocycly. When in some given region changes of climate occur or occurred (a rather warm climate becomes cold or vice versa, or a damp climate changes for a dry one, or vice versa), then it often happens that some plants vanish completely, but others survive and remain. Primary hosts of plant-lice may vanish, and secondary persist, or on the contrary primary may persist and secondary vanish. In the case when primary hosts are lost and secondary ones remained, plant-lice (exsules) usually also persist upon them, but in the course of time those generations that became superfluous fall out viz: sexuparae, sexuales, fundatrices and emigrantes, and only apterous and alate virgins-virginiparae are maintained, an anolocyclic form results. But once sexuparae fall out, they cannot appear again, and if in the same region primary hosts reappear, the anolocyclic form cannot become holocyclic any more, but it can exist parallel with the latter and can even spread, though and not so quickly as the holocyclic form. In general the anolocyclic form becomes an entirely separate species, only it does not morphologically differ from apterous and alate exsules of the heteroecious holocyclic forms.

Anolocyclic forms are widely spread, and it is possible to judge by them, what plants—their primary hosts—vanished in a given district or region, and by these vanished plants we may learn what climate existed in that or another region before. Although anolocyclic forms multiply only parthenogenetically they may exist as long as a whole geological period. *Trifidaphis phaseoli* Pass. for instance (primary host *Pistacia mutica*) persisted in Greenland upon roots of plants (*Tychea groenlandica* Rübsamen 1898), from the time when *Pistacia* could exist there, that is when 4 *Rhus* species and other plants occurred there, that is at least from oligocene, in general from palæocene. The anolocyclic *Tr. phaseoli* Pass. occurs at present in Turkestan, N. Caucasus, Egypt, South Africa (Rhodesia, W. HALL 1932), in Europe the line of its distribution goes approximately from Stavropol (North Caucasus) towards Rostov-Don, Charkov, Poland, it is spread in all Western Europe, in N. America, and was found in Brasil and Argentine (collected by A. OGLOBLIN) and in Hokkaido (Japan) (collected by S. HORI). This is one of examples of anolocyclic plant-lice. They are now known in different groups of aphids, but are better studied in the groups *Pemphiginae*, *Hormaphidina*, *Chermesinae* (MORDVILKO 1923—1931; a special work will be devoted to them).

Removing to tropics or appearing there, plant-lice become anolo-

cyclic, as there the bisexual generation falls out. Among the inhabitants of tropics we sometimes are able to distinguish more recent immigrants from more ancient ones, as certainly in comparison with forms of moderate climate the latter had to be modified more than the first.

Anolocyclic plant-lice is an interesting example of the formation of species with parthenogenetic reproduction only. But here one more question arises: is it possible for such parthenogenetic forms to vary and differentiate into new specific forms? As yet it is difficult to answer this question. If the anolocyclic form dwells upon different plants and in different regions, why shouldn't it then be modified in accordance with somewhat different conditions of life? However, in so far as we know about anolocyclic *Fordea* and *Eriosomea*, we find, that almost every anolocyclic form has a parallel heteroecious holocyclic form. Truly, there are some anolocyclic forms, the primary hosts of which are not yet ascertained, but we must bear in mind that not all holocyclic *Fordea* and *Eriosomea* are enough studied at present, and besides some *Pistacia* and *Ulmus* have entirely vanished from the surface of the Earth. At present about 8—9 species of *Trama* Heyd. are known, distributed chiefly in Palæarctic and especially in the Mediterranean region; but their primary hosts are even not at all known, and we cannot say, whether a separate primary host corresponds to each species of *Trama*, or at least to a special holocyclic form, or whether some species of recent *Trama* arose thanks to a divergence of a lesser number of forms. With respect to the aphids it may be stated that forms are particularly changed, when the conditions of their life change, when, for instance, they remove upon new hosts; and if they remain upon the same host, in the same conditions of life they may remain almost, but not entirely, unchanged during whole geological periods.

### References.

1. Baker, A., 1920: Generic classification of the hemipterous family Aphididae. U.S. Dept. Agr. Bull. No. 826.—2. 1922: Two new aphids from Baltic amber. Journ. Wash. Acad. Sc. XII, pp. 353—358.—3. Börner, C., 1908: Eine monographische Studie über die Chermiden. Arb. aus d. Kaiserl. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtschaft, Bd. VI, Heft 2.—4. 1910: Die Flügeladerung der Aphidina und Psyllina. Zool. Anzeiger, Bd. 36, pp. 16 flg.—5. 1930: Beiträge zu einem System der Blattläuse. Arch. f. klassifikatorische u. phylogenetische Entomologie, Bd. 1, Heft 2.—p. 115—194.—6. 1932: Aphidina in Sorauers Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. 5, p. 551—715. Berlin.—7. Büsgen, M., 1891: Der Honigtau. Studien über Pflanzen und Pflanzenläuse. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 25.—8. Cholodkovsky, N., 1897: Über die Spritzapparate der Cimbioiden-Larven.

- Horae Entom. Rossicae. XXX. pp. 135—143, Taf. IX.—9. Entomologische Miscellen. VI. Über das Bluten der Cimbiciden-Larven. Ibid. pp. 352—357.—10. 1920: Note on *Schizoneura passerinii* Sign. Bulletin de l'Acad. Sc. de Russie, p. 329—332.—11. **Flögel, J.**, 1905: Monographie der Johannisbeeren-Blattlaus, *Aphis ribis* L. Allgem. Zeitschr. f. Entomologie, Bd. 9, pp. 321—334, 375—382; Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie, Bd. 1, pp. 49, 97, 145, 209, 233.—12. **Germar, E. F.**, und **G. C. Behrendt**, 1856: Die im Bernstein befindlicher Hemipteren und Orthopteren der Vorwelt. Berlin (*Aphis transparens* Germ. S. 7, Tab. II, Fig. 1).—13. **Handlirsch, A.**, 1906: Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen, pp. 50—51, 1246—49; Taf. VIII, fig. 9—11. Leipzig.—14. **Heer, O.**, 1853: Die Insektenfauna der Tertiärgelände von Oeningen und von Radoboj in Croatien. 3. Teil: Rhynchoten, p. 121, pl. XV, fig. 3. Leipzig.—15. **Hardy, G.**, 1931: Aphididae in Australia. Proceed. R. Society of Queensland, XLIII, No. 6, p. 31.—16. **Hall, W. J.**, 1932: Some Aphididae of Southern Rhodesia with descriptions of five apparently new species. Stylops: a Journal of Taxonomic Entomology, pp. 49—61.—17. **Hottes, F. C.**, Concerning the structure, function, and origin of the cornicles of the family Aphididae. Proc. Biol. Soc. Wash. XLI, pp. 71—84.—18. **Knowlton, G. F.**, 1925: The digestive tract of *Longistigma caryae* Harris. Ohio Journ. Sc. XXV, pp. 244—250, pl. I.—19. **Mordvilko, A.**, 1895: Zur Anatomie der Pflanzenläuse, Aphiden. Zool. Anzeiger XVIII, pp. 345—64, 402.—20. 1907: Die Ameisen und Blattläuse in ihren gegenseitigen Beziehungen. Biol. Centralbl. XXVII, pp. 212—224, 233—252.—21. 1907: Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse. Biol. Centralbl. XXVII, pp. 747, 770; 1908: XXVIII, pp. 631, 649; 1909: XXIX, pp. 82, 97, 147, 164.—22. 1914: Aphidodea. Faune de la Russie: Insectes Hemiptères, vol. I, Livraison 1. Petrograd; 1919: Livraison 2. Petrograd.—23. 1923: The woolly apple Aphid (*Eriosoma lanigerum* Hausm.) and other *Eriosomea*. C. R. Acad. Sc. de Russie A, p. 40.—24. On the distribution of some groups of Aphids in connection with their past. Ibid., p. 43.—25. 1924: From the history of some groups of Aphids. Ibid., p. 46.—26. 1924: Aphids with incomplete cycles of generations and their origin. Ibid., pp. 50, 54.—27. 1924: On the theory of plant-lice migrations. Ibid., pp. 141, 161.—28. 1927: L'anolocycelie chez les Pemphigiens des Pistachiers (C. R. Acad. Sc. Paris, p. 295; 1928: Séance du 18 juin, p. 1749.—29. 1928: *Forda formicaria* Heyden et sa forme anolocyclique. Ibid., Séance du 3 décembre, p. 1070.—30. 1927: Les Pemphigiens des Pistachiers et leurs formes anolocycliques. Mém. Soc. Zool. France XXVIII, p. 61; 1928: Bull. Soc. Zool. France LIII, p. 358.—31. 1929: Die anolozyklische Pistazien-Blattläuse und die Verbreitung der Pistazien in der Tertiärzeit. C. R. Acad. de l'U.R.S.S. A, p. 61.—32. 1929: Anolocyclic elm aphids *Eriosoma* and the distribution of elms during the tertiary and glacial periods. Ibid., p. 197.—33. 1928: The evolution of Cycles and the origin of heteroecy (Migrations) in plant-lice. Ann. Mag. Nat. History, Ser. 10, vol. 11, p. 570.—34. 1930: About the origin of heteroecy in plant-lice. C. R. Acad. Sc. de l'U.R.S.S. A, p. 256.—35. 1930: Aphids of the subtribe Hormaphidina. Ibid., p. 168.—36. 1930: Notes on Aphids 1—3. Ibid., p. 277.—37. 1931: Heteroecious and anolocyclic *Anoeciinae*. Anolocyclic *Lachninae*. Bull. de l'Acad. Sc. de l'U.R.S.S. No. 6, p. 871.—38. 1931: Supplementary note on *Anoeciinae*. Ibid., No. 10, p. 1313.—39. **Nüsslin, O.**, 1900: Zur Biologie der Schizoneuriden-Gattung *Mindarus* Koch. Biol. Centralbl. XX, pp. 479—485.—40. 1910: Zur Biologie der Gattung *Mindarus* Koch. Ibid. XXX, pp. 402, 440.—41. **Oestlund, O. W.**,



- 1918: Contribution to knowledge of the tribes and higher groups of the family Aphididae. Seventeenth Report state Entomologist of Minnesota, pp. 46—72.—
42. 1920: Contribution to the knowledge of the group Aphidina. 18th Rep. State Entomologist of Minnesota, pp. 63—75.—
43. 1922: A synoptical key to the Aphididae of Minnesota. 19th Rep. State Entomologist of Minnesota, pp. 114—151.—
44. 1909: **Patch, Edith M.**, Homologies of the wing veins of the Aphididae, Psyllidae, Aleurodidae, and Coccidae. *Ann. Entom. Society of America* II, pp. 101—129, pl. XVI—XXI.—
45. **Potonié**, 1921: *Lehrbuch der Paläobotanik*. 2. Auflage von W. Gothan. Berlin.—
46. **Schimper, W. Ph.**, 1869—1874: *Traité de paléontologie végétale*, I—III. Paris.—
47. **Snodgrass, R. E.**, 1927: Morphology and mechanism of the insect thorax. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, Vol. 80, No. 1.—
48. 1928: Morphology and evolution of the insect head and its appendages. *Ibid.* Vol. 81, No. 3.—
49. **Šulc, K.**, 1909: *Zur Anatomie der Cocciden*. 1. Die Bauchdrüsen der Cocciden. 2. Adipopugnatorische Organe. *Zool. Anzeiger* XXXIV, pp. 164—172.—
50. 1910: Instructions for collecting and preserving jumping plant-lice (Psyllidae). (In Russian.) Edited by the Zool. Mus. Acad. Sci. S. Petersburg, pp. 57—90, pl. VIII—IX.—
51. 1910: Příspěvky ku poznání psyll. *Rozpravy České Akademie . . . pro vědy, slovesnost a umění*, XIX, pp. 1—32, tab. III—XIII.—
52. 1910: Monographia generis Trioza Foerster. *Sitzungsber. d. Königl. Böhm. Gesellschaft d. Wissenschaften in Prag*, Pars I; 1911: Pars II.—
53. **Swain, A. F.**, 1919: A Synopsis of the Aphididae of California. *Univers. of Calif. Publications, Entomology*. Vol. 3, No. 1, pp. 1—221, pl. 1—17.—
54. **Takahashi, R.**, 1921: Aphididae of Formosa. Part 1; 1923: Part 2; 1924: Part 3.—
55. 1932: Additions to the aphid fauna of Formosa. *The Philipp. Journal of Science* 48, No. 1, p. 69.—
56. **Tillyard, R. J.**, 1926: *Kansas Permian Insects*. Part 9. The order Hemiptera. *Amer. Journal of Sc.* XI, pp. 381—395.—
57. **Weber, H.**, 1930: *Biologie der Hemipteren*. *Biologische Studienbücher* XI. Berlin.—
58. **Wellenstein, G.**, 1930: Beiträge zur Systematik und Biologie der Rindenläuse. *Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol.* 17. Bd., 4. Heft, pp. 737—767.—
59. **Wilson, H. F.**, 1909: Some new records of Aphididae in North America. *Journal of Economic Entomology*, Vol. 2, pp. 346—350.
-

# Die Abhängigkeit der ektodermalen Drüsen der Land- schnecken von phylogenetischen und ökologischen Faktoren.

Von

**P. Menezel-Ben Tovim.**

(Aus der Mollusken-Abteilung des Zoolog. Museums der Universität Berlin.)

Mit 45 Abbildungen im Text.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung. . . . .	61
Material. . . . .	63
Methode und Technik . . . . .	66
Histologie der einzelnen Drüsenarten . . . . .	68
Spezieller Teil. . . . .	74
A. Die Drüsen des Fußes. . . . .	74
B. Sempersche Drüsen . . . . .	105
C. Die Drüsen des Mantelrandes . . . . .	119
Allgemeiner Teil . . . . .	143
I. Bedeutung der phylogenetischen Faktoren für die Verbreitung der Drüsen . . . . .	143
II. Bedeutung der ökologischen Faktoren für die Verteilung der Drüsen	149
A. Bedeutung der einzelnen Drüsenarten . . . . .	149
B. Die ökologischen Beziehungen der Hautdrüsen im ganzen . . . .	155
Literaturverzeichnis . . . . .	158

## Einleitung.

Über die Beziehungen der Hautdrüsen der Schnecken zu den Umweltfaktoren liegen bereits Untersuchungen vor (HERFS 1921, 1922, ZILL 1924, ROTARIDES 1931). Diese Arbeiten sind aber insofern noch unbefriedigend, als bisher erst von wenigen Schnecken die Drüsenverhältnisse vollständig bekannt sind. Zumeist wurden nur die Hautdrüsen am Fuß und einige spezielle Anhäufungen am Mantelwulst berücksichtigt, die übrigen Mantelwulstdrüsen und das Sempersche Organ wurden dagegen vernachlässigt. Es mußte also erst einmal durch

extensive Studien eine entsprechende Grundlage geschaffen werden. Wegen der starken Differenzen zwischen den einzelnen Schneckenfamilien schien es zudem bedenklich, nur einzelne Vertreter der wichtigsten Biotope (etwa hygrophile und xerophile) gewissermaßen als Typen auszuwählen (wie HERRS dies tat) und daraus ökologische Abhängigkeiten zu folgern. Die Aufgabe lautete daher: An einer größeren Anzahl von Arten, die sowohl Vertreter verschiedener Gattungen als auch verschiedener Biotope sind, abzuschätzen, wie stark der phylogenetische Anteil und wie stark der ökologische Anteil bei der Ausprägung der Drüsen ist. Zugleich sollen damit spezielle histologische Probleme geklärt werden, so vor allem Bau und Bedeutung des Semperschen Organs sowie auch der verschiedenen Drüsenbeutel und anderen Drüsenanhäufungen am Mantelrand. Wie die Bearbeitung lehrt, führte diese Fragestellung tatsächlich zu Resultaten, die von den bisher geläufigen Vorstellungen zum Teil erheblich abweichen. Ich ging bei den Untersuchungen von den Landpulmonaten aus. Zum Vergleich zog ich noch einige Süßwasserpulmonaten sowie auch einige Landprosobranchier heran. Im ganzen habe ich 88 Arten untersucht, von denen nur 18 zuvor in bezug auf ihre Drüsen teilweise untersucht worden waren. Es war unerlässlich, jeweils mehrere Exemplare all dieser Arten in mehr oder minder vollständige Schnittserien zu zerlegen, wodurch natürlich eine ungewöhnlich große technische Belastung entstand.

Diese Untersuchungen wurden in der Zeit von April 1931 bis April 1933 in der Mollusken-Abteilung des Zoologischen Museums Berlin ausgeführt. Herr Dr. RENSCH, Leiter dieser Abteilung, regte diese Arbeit an und war unermüdlich in seiner Anteilnahme und Unterstützung an der Durchführung derselben. Er war so freundlich, mir Material, welches er auf seinen größeren Studienreisen (Sizilien, Nordafrika) gesammelt hat, zur Verfügung zu stellen, sowie auch mir durch seine überseeischen Beziehungen eine Fülle von Arten zu verschaffen. An dieser Stelle spreche ich Herrn Dr. RENSCH meinen wärmsten Dank aus. Herrn Professor ZIMMER, Direktor des Museums, bin ich ebenfalls für seine Anteilnahme an meiner Arbeit sowie für Überlassung des Arbeitsplatzes zu großem Dank verpflichtet. Ferner möchte ich alle Damen und Herren, die mir bei der Beschaffung des Materials behilflich waren, in Dankbarkeit erwähnen: Herr Pater JOSEPH SCHNEIDER (Neu-Pommern, Bismarck-Archipel), dessen Material Frau Dr. RENSCH gütigst für mich bestimmt hat, wofür ich ihr an dieser Stelle besonders danken möchte, Fräulein Dr. VAN BENTHEN-JUTTING (z. Zt. Java), Herr Prof. NAEF (Cairo), Herr Prof.

KUNTZEN (Berlin), Herr Dr. E. LIEBMANN (Haifa), Herr Prof. ROXAS (Manila), Herr Dr. JAECKEL (Berlin), Herr cand. phil. FIEBIGER (Berlin), Herr cand. phil. SCHMIDT (Berlin), zum Schluß meine lieben Eltern, Herr und Frau S. BEN TOVIM, die aus der Umgebung meiner Heimatstadt Jerusalem mir lebendes Material zugeschickt haben.

### Material.

Nachstehend folgt die Liste der von mir untersuchten Schnecken. Die Anordnung ist systematisch nach dem Handbuch von THIELE (1931). Die mit \* versehenen Tiere sind von mir erstmalig auf die Hautdrüsen hin untersucht worden. Angegeben werden jeweils Fundort, Verbreitung (V.) und ökologische Charakterisierung.

#### A. Prosobranchia.

1. \**Cyclophorus p. perdix* (Brod. & Sow.) von Tyisolok a. d. Wijnkoopsbai (Java); V. Gr. Sundainseln; tropische Waldschnecke (unter Laub).
2. \**Cochlostoma septemspirale* (Razoum.) von Rimini; V. Süd-Europa; wärme- und kalkliebend.
3. \**Cochlostoma perseianum* (Kob.) vom Djebel Bou Kornein (Tunesien); V. Nordafrika; wärme- und kalkliebend.
4. *Pomatias elegans* (Müller) von Rimini; V. Süd- und Westeuropa (medit.); wärmeliebend (unter Laub).

#### B. Pulmonata.

##### I. Basommatophora.

5. \**Pythia scarabaeus* (L.) von der Insel Neu-Pommern; V. Malayischer Archipel bis Südsee; in der Strandzone.
6. *Limnaea stagnalis* (L.) von Eberswalde; V. holarktisch; Süßwasserschnecke.
7. \**Limnaea succinea* (Desh.) von Java; V. Java; tropische Süßwasserschnecke.
8. \**Isidora (Physastra) ovalina* (Marts.) von Wolo Waro (Flores); V. Celebes und Flores; tropische Süßwasserschnecke.
9. \**Planorbis planorbis* (L.) von Eberswalde; V. holarktisch; Süßwasserschnecke.

##### II. Stylommatophora.

10. *Succinea putris* (L.) von Straußberg b. Berlin; V. Europa; auf feuchten Wiesen.
11. \**Succinea oblonga* (Drap.) von Schildow b. Berlin; V. Europa; feuchtere und trocknere Wiesen.
12. \**Succinea simplex* (Pfr.) von der Insel Neu-Pommern; V. Bismarck-Archipel; in sumpfigen Gegenden.
13. \**Cochlicopa lubrica* (Müller) von Schildow b. Berlin; V. Mitteleuropa; feuchte und trockne Wiesen, Erlenbrücher, Wälder.
14. \**Vertigo antvertigo* (Drap.) von Schildow b. Berlin; V. Europa, Westasien; feuchte Wiesen.
15. \**Abida frumentum* (Drap.) von Rimini (Italien); V. Mittel- und Südeuropa; xerophil.
16. \**Chondrina avenacea* (Brug.) von Rimini (Italien); V. Süd- und Osteuropa; xerophil.

17. *Zebrina detrita* (Müller) von Tihany (Ungarn) und Kaiserstuhl; V. Mittel- und Südeuropa; wärme- und kalkliebend, an sonnigen Hängen.
18. *Ena montana* (Drap.) von Pankraz i. Böhmen; V. Mitteleuropa; in Wäldern.
19. *Ena obscura* (Müller) von Chorin b. Berlin; V. Europa; in Wäldern.
20. \**Cochlodina laminata* (Marts.) von Angermünde; V. Mitteleuropa; in Wäldern und Kulturland.
21. \**Clausilia bidentata* (Ström.) von Angermünde; V. Südwest- und Mitteleuropa; in Wäldern und Kulturland.
22. \**Clausilia vetusta* (Roßm.) von Bamberg; V. Süd- und Südosteuropa; an trockenen Südhängen, der Sonne ausgesetzt.
23. \**Clausilia cana* (Held) von Angermünde; V. Ost- und Mitteleuropa; in Wäldern.
24. \**Medora (Albinaria) coerulea* von Ins. Kreta; V. griech. Inseln; xerophil, an Felsen.
25. \**Delima stentzi* (Roßm.) von Hermagor (Kärnten); V. Südalpen; Gebirgsform, an Felsen.
26. \**Delima paroliniana* (de Betta) von Cismone del Grappa; V. Italien; Bergform.
27. \**Delima itala* (Marts.) von Tirano (Oberitalien); V. Südalpen und Nordapenninen; an Felsen.
28. \**Papillifera bidens* (L.) von Rimini; V. Italien; trockenliebend.
29. \**Ferussacia algerica* (Pallary) von Guelma; V. Nordafrika; unter Steinen und in feuchten Felsenspalten.
30. \**Subulina octona* (Brug.) von Manila; V. circumtropisch; unter Steinen.
31. *Rumina decollata* (L.) von El Kantara; V. Nordafrika, Mittelmeerküsten; unter Steinen.
32. \**Achatina hamillei* (Smith) Ostafrika; V. Ostafrika; Kulturland, trockene Wälder.
33. \**Punctum pygmaeum* (Drap.) von Schildow b. Berlin; V. holarktisch; unter feuchtem Holz und im Laubmulm.
34. \**Goniodiscus rotundatus* (Müller) von Angermünde; V. Europa; unter feuchtem Holz.
35. \**Aegopis verticillus* (Fér.) von Peggau (Steiermark); V. Südeuropa; Bergwälder, unter Laub und Steinen.
36. \**Retinella nitidula* (Drap.) von Angermünde; V. Nord-, West- und Mitteleuropa; Wiesen, Wälder.
37. \**Oxychilus draparnaldi* (Beck) von Spandau b. Berlin; V. Europa; an feuchten Stellen, in Kulturland und in Wäldern.
38. \**Zonitoides nitidus* (Müll.) von Schildow b. Berlin; V. holarktisch; Wälder und Wiesen.
39. \**Zonitoides hammonis* (Ström.) von Schildow b. Berlin; V. holarktisch; hauptsächlich auf Wiesen.
40. *Phenacolinax pellucidus* (Müller) von Eberswalde; V. holarktisch; besonders auf Wiesen, Halbnacktschnecke.
41. *Phenacolinax diaphanus* (Drap.) von Unter-Grimming; V. Mitteleuropa; Wälder, Halbnacktschnecke.
42. \**Vitrinopugio kotulae* (Westl.) von unterhalb der Schneekoppe; V. Mitteleuropa; Wälder, Halbnacktschnecke.
43. \**Arion subfuscus* (Drap.) von Angermünde; V. Nordeuropa; Wälder, Nacktschnecke.

44. *Arion empiricorum* (Fér.) von Eberswalde; V. Mittel- und Westeuropa; Wälder, Nacktschnecke.
45. *Limax maximus* (L.) von Schildow b. Berlin; V. Mittel- und Südeuropa; Wälder, Nacktschnecke.
46. *Agriolimax agrestis* (L.) von Straußberg; V. Europa; Kulturland, Nacktschnecke.
47. *\*Trochomorpha solarium* (Qu. & G.) von der Insel Neu-Pommern; V. Bismarck-Archipel.
48. *\*Trochomorpha lomonti patulaeformis* (Rensch) von der Insel Neu-Pommern; V. Bismarck-Archipel; unter morscher Baumrinde.
49. *\*Dendrotrochus helicinoides* (H. & I.) von der Insel Neu-Pommern; V. Bismarck-Archipel; an Sträuchern.
50. *\*Hemiplecta bataviana* (Busch) von Tyisolok a. d. Wijnkoopsbai (Java); V. Java; tropische Regenwälder.
51. *\*Helicarion adolfi* (O. Böttg.) von Telaga Warna bei Poentjak (Java); V. Java, Kl. Sunda-Inseln; tropische Regenwälder.
52. *\*Parmarion pupillaris* (Humb.) von Tjibodas (Java); V. Java; tropische Regenwälder.
53. *\*Partula carteriensis* (Qu. & G.) von der Insel Neu-Pommern; V. Bismarck-Archipel; an Sträuchern.
54. *\*Chloritis argillacea argillacea* (Fér.) von Niki-Niki (Timor); V. Timor; trockene Wälder und Buschwälder.
55. *\*Chloritis tenebrica* (Fult.) von der Insel Neu-Pommern; V. Bismarck-Archipel; tropische Regenwälder.
56. *\*Papuina chancei* (Cox.) von der Insel Neu-Pommern; V. Bismarck-Archipel; tropische Baumschnecke.
57. *\*Amphidromus contrarius porcellanus* (Mouss.) von Buitenzorg; V. West-Java; trop. Baumschnecke.
58. *\*Amphidromus contrarius contrarius* (Müller) von Kupang (Timor); V. Timor; trop. Baumschnecke.
59. *\*Cochlostyla rufogaster* (Less.) von Manila; V. Philippinen; trop. Baumschnecke.
60. *\*Bradybaena similis* (Fér.) von Buitenzorg; V. circumtrop.; trop. Wald und Kulturland.
61. *Fruticicola* (= *Eulota auct.*) *fruticum* (Müller) von Buch b. Berlin; V. Europa; Wälder und Wiesen.
62. *Helicella obvia* (Hartm.) von Wildpark b. Potsdam; V. Ost- und Mitteleuropa; xerophil, trockene Hänge und Wegränder.
63. *Helicella ericetorum* (Müll.) von Angermünde; V. West- und Mitteleuropa; xerophil, trockene Hänge und Wegränder.
64. *\*Helicella (Jacosta) enica* (L. & B.) von Djebel-Bou-Kornein; V. Nordwest-Afrika; xerophil, an Kalkfelsen.
65. *\*Helicella striata* (Müll.) von Rimini; V. Südeuropa; xerophil, an trockenen Hängen.
66. *\*Helicella profuga* (Schm.) von Rimini; V. Italien; xerophil, an trockenen Hängen.
67. *\*Helicella vestalis* (Parr.) von Ramath-Gan bei Tel-Awiw; V. Palästina; an Sträuchern.
68. *\*Cochlicella ventricosa* (Drap.) von Oropesa, Castellon; V. Spanien; xerophil, an Kräutern.

69. \**Sphincterochila* (*Leucochroa*) *candidissima* (Drap.) von El-Kantara; V. Medit.; extrem xerophil, trockenes Kulturland und Steppe.
70. \**Monacha carthusiana* (Müll.) von Rimini; V. Süd- und Mitteleuropa; Wälder und Kulturland.
71. \**Monacha syriaca* (Ehrbg.) von Jerusalem; V. Syrien, Palästina; in Felsenspalten und Ritzen.
72. \**Zenobiella incarnata* (Müll.) von Angermünde; V. Mitteleuropa; in Wäldern, unter welchem Laub.
73. \**Perforatella bidens* (Chem.) von Angermünde; V. Nordeuropa; feuchte Wiesen, Erlenbrücher, Moore.
74. \**Trichia hispida* (L.) von Schildow b. Berlin; V. Nord- und Mitteleuropa; Wälder.
75. \**Trichia villosa* (Stud.) von Dornbirn bei Vorarlberg; V. subalpin; an feuchteren Stellen des Waldes.
76. *Arianta arbustorum* (L.) von Schildow b. Berlin; V. Nordwest- und Südeuropa; hauptsächlich in Wäldern.
77. \**Murella sicana* (Fér.) von Palermo; V. Sizilien; xerophil, in Felsenspalten und Löchern.
78. \**Murella gyrostoma* (Fér.) von Tripolis; V. Nordafrika; xerophil, an Sträuchern der Steppe.
79. \**Eremina des. desertorum* (Forsk.) von Kairo; V. Ägypten und Südpalästina; extrem xerophil, Steppe und Wüste.
80. \**Theba* (*Euparypha*) *pisana* (Müll.) von Ramath-Gan bei Tel-Awiw; V. Medit.; xerophil, an Kräutern und Sträuchern, aber vorzugsweise in Küstennähe.
81. \**Eobania vermiculata* (Müll.) von den Balearen; V. Medit.; Kulturland und buschige Hänge.
82. *Cepaea nemoralis* (L.) von Schlachtensee b. Berlin; V. West- und Mitteleuropa; Wälder und Kulturland.
83. *Cepaea hortensis* (Müller) von Eberswalde; V. Nord- und Mitteleuropa; Wälder- und Kulturland.
84. \**Levantina hierosolyma* (Boiss.) von Jerusalem; V. Palästina; xerophil, in Felsspalten.
85. \**Helix melanostoma* (Drap.) von Tripolis; V. Nordafrika und Südfrankreich; xerophil, Kulturland und Steppe.
86. *Helix pomatia* (L.) von Goslar; V. Mittel- und Südwesteuropa; Kulturland und lichte Wälder.
87. \**Helix aspersa* (Müller) von Saloniki; V. Mittelmeerländer und Westeuropa; xerophil, Kulturland, buschige und rasige Hänge.
88. \**Helix kisonis* (Kob.) von Haifa; V. Palästina; Kulturland und buschige Hänge.

### Methode und Technik.

Für die histologischen Untersuchungen wurde der Fuß mitsamt dem Mantelwulst fixiert. Besondere Schwierigkeiten ergaben sich bei der Fixierung des Fußes der Gehäuseschnecken, welcher für die richtige Beurteilung der Anhäufung und Verteilung der Drüsen in natürlich gestrecktem Zustand erhalten werden mußte. Kleine Schnecken konnten während des Kriechens mit warmer Fixierungsflüssigkeit übergossen werden. Bei größeren gelang dies nicht. Sie mußten vorher betäubt

werden. Von verschiedenen Betäubungsmitteln, die ich angewendet habe, erwies sich Cocain als das beste. Die Tiere wurden in Wasser, dem ich mehrere Tropfen einer 3%igen Stammlösung von Cocain hinzugefügt habe, unter Abschluß von Luft und Licht gestreckt (hygrophile Formen sind leichter zu strecken als xerophile). Erleichtert wird Streckung und Fixierung durch teilweises Abbrechen der Schale. Trotz Anwendung des Betäubungsmittels empfiehlt es sich, die Tiere dann mit warmer Fixierungsflüssigkeit zu übergießen, die schneller wirkt und auch besser eindringt. Sandfressende Tiere mußten vor der Fixierung mit Fließpapier gefüttert werden, um Reste des Sandes aus dem Darm zu entfernen.

Als Fixierungsflüssigkeiten benutzte ich Zenkersche Flüssigkeit mit und ohne Eisessig, Formol (8% ig) und konzentriertes Sublimat. Letzteres eignete sich insbesondere für die Erhaltung des Kalkes in den Kalkdrüsen und erwies sich auch sonst für die histologischen Zwecke als sehr brauchbar. Ein Teil des tropischen Materials wurde von den Sammlern an Ort und Stelle in Formol fixiert. Die Einbettung erfolgte nach der kombinierten Paraffin-Celloidin-Methode (absoluter Alkohol, Methylbenzoat-Celloidin, 3% ig [1—3 Tage], Benzol-Paraffin, Paraffin). Bei kleinen Schnecken wurde der Fuß zusammen mit dem Mantelwulst eingebettet, bei größeren wurde der Mantelwulst, welcher sorgfältig hinter der Nackenlinie abgeschnitten war, um eventuelle Anhäufungen an dieser Stelle zu erhalten, für sich eingebettet.

Die Tiere wurden in Quer- bzw. Längsschnittserien zerlegt.

Abb. 1 veranschaulicht uns die Querschnitte durch Fuß und Mantelwulst. Die Schnittdicke betrug meistens  $10\mu$ . Die Färbung erfolgte nur am Schnitt. Die besten Übersichtsbilder ergaben: Hämatoxylin nach DELAFIELD mit Nachfärbung von Bismarckbraun und Eosin oder Hämalaun-Lichtgrün. Andere spezielle Schleimfärbungen, die ich angewendet habe, sind Thionin, Toluidin und Safranin. Für den Nachweis von Kalk benutzte ich die Silbernitratreaktion nach KOSSA (aus ROMEIS, 1924). Die von ANTONOW (1926) bei Wirbeltieren angewandte Methode des Kalknachweises am entkalkten Präparat bei Nachfärbung von Safranin und Lichtgrün ergab bei den Schnecken keine gleichmäßigen Resultate. Die Messungen der Drüsen erfolgten im Mikroskop mit Okularmikrometer.

Die Zeichnungen wurden unter Zuhilfenahme eines Mikroprojektionsapparates (\*Promie) angefertigt, ebenso die Photographien durch Belichtung der empfindlichen Platte mit Hilfe des Leuchtkörpers in diesem Projektionsapparat. Besonders günstig ist dieser Apparat dadurch, daß die Zeichnungen beliebig klein

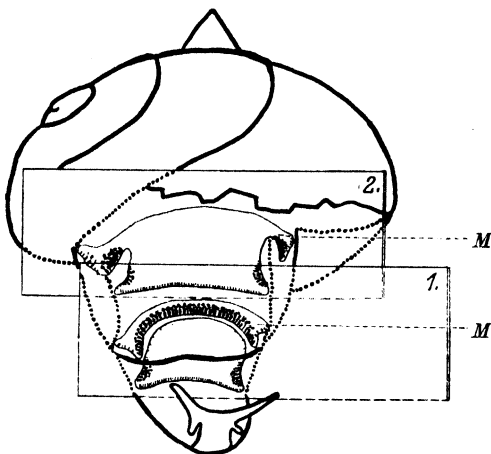


Abb. 1. Schema zur Veranschaulichung der Schnittrichtung durch eine Landschnecke (*Levantina hierosolyma*). Die Schale wurde oberhalb des Lungendaches abgebrochen. 1. Querschnitt durch Fuß (F) und vordere Mantelwulst-region (M). 2. Querschnitt durch den Fuß und mittlere Mantelwulstregion (M). (Die Punkte und Striche in den Schnitten bezeichnen die Drüsen).



oder groß entworfen werden können, und demnach verschieden große Tiere auf eine Zeichengröße gebracht werden können. Zu den Abbildungen ist zu bemerken, daß die Drüsentypen immer in gleicher Weise schematisiert wurden: Manteldrüsen: schwarz; echte Schleimdrüsen: dicht punktiert; Eiweißdrüsen: weit punktiert; Kalkdrüsen: grob punktiert. Zellen, bei denen es nicht ganz eindeutig ist, ob sie junge, echte Schleimdrüsen darstellen, wurden durch einen kleinen Kreis mit einem Punkt darin gekennzeichnet. Um klare Bilder zu gewinnen, wurden immer nur Drüsen und Epithel, z. T. auch Nerven gezeichnet. Bindegewebe, Muskelfasern usw. wurden fortgelassen.

### Histologie der einzelnen Drüsenarten.

Die Haut der Land- und Süßwasserpulmonaten ist charakterisiert durch einen besonderen Reichtum von einzelligen subepithelialen Drüsen, die ihre Ausführungsgänge zwischen die Epithelzellen schicken, um ihr Sekret nach außen zu ergießen. Dieser außerordentliche Drüsenreichtum berechtigt uns, von einer Drüsenhaut der Pulmonaten zu sprechen.

Seit SWAMMERDAMS erster Mitteilung (1737), daß die »Drüsen« (er verstand darunter die Hautrunzeln) den Schleim zum Feuchthalten des Körpers secerrieren, sind die Hautdrüsen öfters untersucht worden. Uns interessieren in diesem Zusammenhang vor allem jene Arbeiten, die sich mit der Klärung der verschiedenen Drüsenarten, ihrer Anhäufung und Verteilung bei verschiedenen Arten in verschiedenen Biotopen und ihrer funktionellen Bedeutung befassen. Von älteren Autoren will ich SEMPER (1856) und LEYDIG (1876) erwähnen. Beide haben die Hautdrüsen an einigen Pulmonaten vergleichend untersucht. Sie erkannten dabei u. a., daß die Nacktschnecken aus Mangel eines schützenden Gehäuses einen besonderen Reichtum von Drüsen gegenüber den Gehäuseschnecken aufweisen. Ihre histologischen Angaben, wie auch die vieler anderer nach ihnen sind für unsere Zeit nicht mehr voll verwertbar, doch werde ich alle wichtigeren Befunde an den einzelnen Stellen in deren Zusammenhang aufführen. Für die vorliegende Untersuchung sind im wesentlichen die neueren Arbeiten von HERFS (1921/22), ZILL (1924), ROTH (1929) und BAECKER (1932) berücksichtigt worden.

In den Arbeiten von HERFS interessiert uns vor allem der ökologische Gesichtspunkt, den er in seine Untersuchungen der Hautdrüsen hineingetragen hat. Wir werden des öfteren darauf zurückkommen. Seinen Untersuchungen liegt eine Reihe von Pulmonaten, Vertretern wichtiger Biotope, mit und ohne Gehäuse zugrunde. Ferner hat er zum Vergleich zwei Prosobranchier, *Paludina vivipara* (Wasserschnecke) und *Cyclostoma elegans* (Landschnecke), herangezogen. Auf dieser Grundlage machte er den »Versuch zu zeigen, wie die verschiedenen Lebensbedingungen, besonders der Wechsel dieser Lebensbedingungen beim Übergang vom Wasser- zum Landleben« die Hautdrüsen beeinflussen. Die Natur der Hautdrüsen aber hat er nicht zur Genüge geklärt. So hat er die Kalkdrüsen nicht erkannt und von den großen Schleimdrüsen behauptet, daß sie Kalk enthielten. Mit Hilfe von systematischen mikrochemischen Untersuchungen ist es dann ZILL gelungen, die verschiedenen Drüsenarten bei *Helix pomatia* sowie auch *Succinea putris*, *Tachea hortensis* und *Arianta arbustorum* besonders in chemischer Hinsicht mehr Klarheit zu bringen. Er untersuchte die Morphologie

der Drüsen, ihr Sekret und dessen Verhalten im Winterschlaf und zur Trockenzeit. BAECKER hat die Drüsenstudien noch weiter um *Arion* und *Limax* ergänzt. ROTH hat diese Untersuchungen an *Helix pomatia* erweitert und auf ontogenetischem Wege »das umstrittene Problem der Hautdrüsenentwicklung« geklärt, nämlich festgestellt, daß die subepithelialen Drüsen von epithelialen Zellen ihren Ursprung nehmen. Besonders wertvoll ist seine Beobachtung, daß die Kalkdrüsen »aus dem körnigen Zustand der Eiweißdrüsen durch Einlagerung von Kalk hervorgehen«.

In der Einteilung der verschiedenen Drüsenarten schließe ich mich ROTH an, der nach dem Sekret der Drüsen drei Haupttypen unterscheidet: schleimhaltige, eiweißhaltige und pigmenthaltige Drüsen. Da die bisher vorliegenden Darstellungen über Morphologie und Färbbarkeit dieser Drüsen noch etwas unvollständig sind, und da ich andererseits an einer sehr großen Zahl bisher noch nicht untersuchter Schneckenformen Erfahrungen sammeln konnte, möchte ich diese Verhältnisse etwas eingehender besprechen.

Die zahlreichsten unter allen Drüsenarten sind die »schleimhaltigen Drüsen«. Sie werden auch basophile Drüsen genannt, da ihr Sekret sich nur mit basischen Farbstoffen, wie Hämatoxylin, Hämalalaun, Thionin, Toluidin usw., färbt. Von den Schleimdrüsen unterscheidet man zwei Haupttypen, die sich in mehreren Punkten voneinander unterscheiden: Manteldrüsen und Sohlendrüsen. Diese Bezeichnungen sind etwas unglücklich gewählt, da beide Drüsenarten keineswegs nur auf Mantel und Sohle beschränkt sind.

Die Manteldrüsen sind am Mantelrand am stärksten ausgebildet, doch bilden sie am Schwanzrücken und an den Seitenteilen des Fußes einen wesentlichen Bestandteil der Hautdrüsen. In der Kopfhaut treten sie in geringer Zahl auf, ebenso auch bei wenigen Tieren in der Fußsohle. Ihrer Form nach sind sie gleichmäßig sackartig, groß, breit, mit wenig abgesetzten Ausführgängen. Am größten und häufigsten sind die Drüsen im Mantelwulst, bedeutend kleiner und weniger zahlreich werden sie an den Körperseiten, um im Schwanzrücken an Zahl und Größe wieder zuzunehmen. Wie sie sich bei den verschiedenen Tieren verhalten, soll im einzelnen gezeigt werden. Der Kern der Manteldrüsen liegt stets basal. Ihr Sekret ist in chemischer Hinsicht kein richtiges Mucin, sondern ein Mucinogen, d. h. »kein fertiges Mucin, sondern vielmehr eine Mucin bildende Substanz, welche durch Alkalieinwirkung in Mucin verwandelt werden kann« (HAMMARSTEN, 1885). Dieser spezielle Chemismus des Sekretes findet seinen Ausdruck in der besonderen Intensität der Färbung mit basischen Farbstoffen. Mit Hämatoxylin Delaf. färbt sich das Sekret dunkelblau, mit Hämalalaun graublau, mit

Thionin und Toluidin dunkelviolett, mit Safranin orange, mit Bismarckbraun braun. Ganz besonders interessant ist die Tatsache, daß die blaue Farbe des Hämatoxylin bei Nachfärbung mit Bismarckbraun von der braunen Farbe verdrängt wird. Die Struktur des Sekretes ist bei den reifen Drüsen vorwiegend fädig. (Ich verweise auf die Arbeiten von HERFS, ZILL und ROTH, die Verschiedenheiten der Struktur und Einzelheiten der Sekretion im Wechsel der Jahreszeiten und Altersstadien verfolgt haben.) Safranin und Hämalan lassen die Einzelheiten der Struktur des Sekretes am besten erkennen. Die Manteldrüsen scheinen besonders für Schnecken charakteristisch zu sein. HERFS hat die Manteldrüsen »Kalkschleimdrüsen« genannt, doch, wie ZILL gezeigt hat, enthalten die Manteldrüsen keinen Kalk.

Die Sohlendrüsen sind keineswegs nur auf die Fußsohle beschränkt, wo sie allerdings sehr dicht und zahlreich vorhanden sind, sondern sie treten vereinzelt oder in größeren Komplexen an ganz verschiedenen Stellen des Körpers auf. Die wichtigsten Drüsenkomplexe, die sie bilden können, sind: a) Fußdrüse, b) Schwanzgrube, c) Spezielle Anhäufung auf der Unterseite des Mantelwulstes bei einer Anzahl von Tieren, d) Vordere Rückendrüse der extremen Xerophilen (eine charakteristische Anhäufung im vorderen Rücken unter dem Mantelwulst), e) Sempersche Drüsen (spezielle Anhäufung in den Mundlappen und in der Kopfhaut), f) das schmale Drüsenband vor der Mantelrinne. Da die als Sohlendrüsen bezeichneten Drüsen an all den oben angeführten Stellen außerhalb der Sohle auftreten, erscheint mir der Name (Sohlendrüse) zu eng gefaßt, und ich will daher bei meinen Untersuchungen von echten Schleimdrüsen sprechen. (Unter diesem Namen verstand HERFS nur die vereinzelt Drüsen vom Typ der Sohlendrüse, die in der Körperhaut vorkommen.) Überhaupt stellen die echten Schleimdrüsen einen Typ dar, der auch außerhalb des Schneckenreiches weit verbreitet ist. Die echten Schleimdrüsen sind schmal und lang, der große Kern liegt zentral in dem wenig aufgetriebenen Drüsenbauch. Der Ausführungsgang ist scharf abgesetzt, leicht gewunden und äußerst fein. Diese schlanke Form der echten Drüsen ist es, die sie in krassen Gegensatz zu den Manteldrüsen stellt. Das Sekret ist nach HAMMARSTEN ein echtes Mucin und zeigt infolgedessen andere Farbtöne als die Manteldrüsen. Mit Hämatoxylin Delaf., Thionin, Toluidin färben sich die Drüsen heller, mit Hämalan dunkler. Die Tinktion mit Safranin ist ungünstig, da sich die Drüsen mehr rötlich als orange färben und vom umgebenden Bindegewebe sich nur schlecht abheben. Im Gegensatz zu den Manteldrüsen wird die blaue Farbe des

Hämatoxylin nicht verdrängt. Im allgemeinen tingieren die echten Schleimdrüsen nicht mit Bismarckbraun. Demnach ist Bismarckbraun ein vortreffliches Mittel, um echte Schleimdrüsen von Manteldrüsen zu unterscheiden — bis auf einige Ausnahmen. In einigen Fällen nämlich treten Drüsen auf, die ihrer Form nach zu den echten Schleimdrüsen gerechnet werden müssen, deren Sekret aber mit Hämatoxylin und Hämalan hell tingiert, mit Safranin gelb-orange, und vor allem wird Hämatoxylin vom Bismarckbraun verdrängt, wenn auch nicht so intensiv wie bei den Manteldrüsen. Wir hätten hiermit eine Modifikation der echten Schleimdrüsen. So kann an dieser Stelle gesagt werden, daß die echten Schleimdrüsen überhaupt verschiedenen kleinen Modifikationen unterworfen sind, die sich auf Bau, Färbungsintensität sowie auch Form der Drüsen beziehen. Das Charakteristische für sie alle aber ist der wenig aufgetriebene Drüsenbauch, der große zentrale Kern und der scharf abgesetzte feine Ausführgang. Die reifen echten Schleimdrüsen können sowohl wabige als auch körnige Struktur aufweisen. Beide Strukturen finden sich nebeneinander oder gehen innerhalb der Drüse ineinander über.

Unter dem Begriff »eiweißhaltige Drüsen« faßt ROTH die Eiweiß- und Kalkdrüsen zusammen, da ja, wie schon oben erwähnt wurde, die Kalkdrüsen aus Eiweißdrüsen entstehen.

Die Eiweißdrüsen weisen genau dieselbe Verteilung am Körper auf wie die Manteldrüsen. Doch sind sie grundsätzlich von ihnen dadurch verschieden, daß basische Farbstoffe ihr Sekret ungefärbt lassen und sie nur mit sauren Farbstoffen, wie Eosin oder Lichtgrün, tingieren. So werden die Eiweißdrüsen im Gegensatz zu den basophilen Schleimdrüsen als acidophile Drüsen bezeichnet. (Diese beiden Drüsentypen, acidophile und basophile, sind im ganzen Tierreich weit verbreitet.) Ihrer Form nach ähneln sie den Manteldrüsen, doch sind neben den sackartigen Eiweißdrüsen auch solche, die besonders lang und bandförmig sind, mit leicht gewellten Umrissen. Wie bei den Manteldrüsen setzt sich ihr Ausführgang ganz allmählich ab. Der Kern ist ebenfalls basal gelagert. Wie erwähnt, färbt sich ihr Sekret mit Eosin und Lichtgrün. Die Farbnuancen zwischen hellrosa und dunkelrosa bzw. hellgrün und dunkelgrün sind äußerst verschieden und abhängig von den Strukturen des Eiweißes, die ebenso mannigfaltig sind. Auch mit Safranin tingieren die Eiweißdrüsen rosa-rötlich. Ohne Zweifel bilden die Eiweißdrüsen einen sehr anziehenden Gegenstand zum Studium der verschiedenen Sekretstadien des Eiweißes (siehe ZILL und ROTH). Eigentlich ist die Färbbarkeit mit sauren Farbstoffen das einzige, was wir über den

Chemismus der Eiweißdrüsen bis jetzt wissen, und so ist der Begriff Eiweißdrüse nur ganz allgemein gefaßt und besagt weiter nichts, als daß diese Drüsenart eine Eiweißsubstanz enthält.

Die Kalkdrüsen treten am häufigsten am Mantelwulst auf, an anderen Stellen nur vereinzelt. Ihrer Form nach ähneln sie ganz den Eiweißdrüsen. Allerdings sind die Kalkdrüsen infolge der Einlagerung anorganischen Kalkes stark deformiert, der basal gelagerte Kern stark angegriffen. Das Sekret der reifen Kalkdrüsen hat oft eine graugrüne Eigenfarbe. Dies ist mir besonders bei *Sphincterochila candidissima* und *Agriolimax agrestis* aufgefallen. Solche Kalkdrüsen mit grünlichem Sekret dürften auch die grünen Farbdrüsen sein, die HERFS 1922 im Zusammenhang mit den acidophilen (Eiweiß-) Drüsen bei *Levantina mardinensis* beschrieben hat. Er kannte nicht den Zusammenhang zwischen Eiweiß- und Kalkdrüsen, infolgedessen hielt er dieses grünliche Sekret für einen Farbstoff. Die reifen Kalkdrüsen färben sich meistens basophil, doch stets so, daß sie von den Manteldrüsen gut zu unterscheiden sind. Diese basophile Färbung des reifen Kalkes war der Grund für die häufigen Verwechslungen von Kalk- und Schleimdrüsen. Entkalkt man den Schnitt, so färben sich die Kalkdrüsen acidophil, da der anorganische Kalk sich aufgelöst hat und eine acidophile Grundsubstanz zurückgeblieben ist. Mit Hämatoxylin Delaf. färben sich die Kalkdrüsen blau, doch nicht so intensiv wie die Manteldrüsen; mit Thionin, Toluidin, Hämalaun lila-rötlich. Bei Nachfärbung mit Bismarckbraun wird die blaue Farbe des Kalksekretes nicht verdrängt, worauf aber merkwürdigerweise weder ZILL noch ROTU aufmerksam gemacht haben. Mit Safranin färben sich die reifen Kalkdrüsen sehr schwach. Das Sekret der reifen Kalkdrüsen zeigt eine Kügelchenstruktur. Die Kügelchen können ganz fein sein, wie Sand, oder gröber, zuweilen auch scheibenförmig mit konzentrischer Schichtung.

In die Nähe der eiweißhaltigen Drüsen möchte ich auch die eigenartigen acidophilen »Phylaciten« stellen, die bis jetzt nur von *Hyalinia cellaria* und *cheliella* näher beschrieben wurden und die ich nun ebenfalls bei *Aegopis verticillus*, *Retinella nitidula*, *Oxychilus draparnaldi*, *Zonitoides nitidus* und *hammonis* angetroffen habe. Diese Drüsen sind auf den vorderen Rücken des Tieres beschränkt, so daß sie beim herumkriechenden Tier größtenteils vom Mantelwulst bedeckt sind. Es sind große ovale bis runde Zellen, die ganz dicht unter dem Epithel liegen, wo sie meistens eine einreihige Schicht bilden. Relativ selten sieht man zugespitzte Zellen, die ihre ganz kurzen Ausführgänge in das Epithel schicken, ohne daß man ihren vollen Durchbruch nachweisen

kann. Ihrer ganzen Form nach nehmen sie sich dennoch ganz wie Drüsen aus. Ihr Kern ist abgeplattet, basal gelagert und von einem schmalen Plasmabelag bedeckt. Das Sekret der Drüsen besteht meistens aus einer homogenen Masse, die zuweilen eine Schichtung aufweist, in der auch einige Vacuolen eingestreut sind. Das Sekret reagiert stark acidophil.

Diese Drüsen, sogar makroskopisch durch die Haut durchschimmernd, sind zum erstenmal von LEYDIG 1876 an *Hyalinia cellaria* beobachtet und beschrieben worden. Er stellte fest, daß durch Einwirkung von chromsaurem Kali das Sekret der Zelle zu einem Faden wurde (wie ein Nesselfaden). Er hielt diese Zellen für Schleimdrüsen. Später hat sich ANDRÉE (1893, 1898, 1900) eingehender mit ihnen beschäftigt. Er hielt sie anfänglich ebenfalls für Schleimdrüsen, doch dann glaubte er sie als Schutzorgane auffassen zu sollen, daher der Name Phylaciten. ANDRÉE schildert den Vorgang beim Ausschleudern dieser Wehrdrüsen. Durch Muskelkontraktion platzen die Drüsen, und das Sekret bricht in Form eines pilzhutförmigen Körpers durch das Epithel hindurch. Der Prozeß muß sehr schnell vor sich gehen, da man niemals Drüsen in halber Tätigkeit beobachten kann. ANDRÉE glaubte, die Entwicklung dieser Drüsen aus Bindegewebszellen gesehen zu haben. Es bleibt vorläufig dahingestellt, ob die Drüsen aufplatzen oder ob Ausführungsgänge in Funktion treten, und überhaupt welches die chemische Beschaffenheit des Sekretes ist.

Die pigmenthaltigen Drüsen stellen eigentlich keine Sekret-, sondern Exkret-Drüsen dar, da es sich bei ihnen, wie es ZILL nachgewiesen hat (ich verweise auf seine Beobachtungen und Experimente), um Exkretstoffe (Abbauprodukte des Stoffwechsels) handelt. Die Bezeichnung »Pigmentdrüse« wurde von ZILL geprägt, da der Inhalt dieser Drüse eine gelbliche Eigenfarbe aufweist und außerdem dort, wo sie in größerer Zahl auftreten, der Haut einen gelblichen Farbton verleihen. Sie sind bis jetzt nur bei *Helix pomatia* (VOGT u. YUNG 1888, ZILL, ROTH, BAECKER), bei *Arion*- und *Limax*-Arten (BAECKER) und *Planorbis corneus* (HERFS 1922) beobachtet worden.

Ich habe sie außerdem bei noch anderen Gattungen gefunden, worüber ich noch berichten werde. Daß ich die Pigmentdrüsen bei meinen Untersuchungen nicht häufiger angetroffen habe, mag vielleicht mit der Art der Fixierung zusammenhängen. Die Pigmentdrüsen werden nach ZILL und ROTH am besten bei Zenkerscher Flüssigkeit erhalten, andere Fixierungen sollen stark entleerend wirken, wodurch der Nachweis dieser Drüsen erschwert wird. (Ich habe zwecks Erhaltung des Kalkes in den Kalkdrüsen meistens mit Sublimat fixiert.) Ebenso sollen die Drüsen bei ungünstigen Bedingungen (Herabsetzung der Feuchtigkeit, Trockenschlaf) oder erst bei älteren Tieren anzutreffen sein. Jedenfalls dürften die Pigmentdrüsen vom ökologischen Standpunkt nicht von

besonderer Bedeutung sein. Sie zeichnen sich durch eine geringe Größe aus. An den Fühlern, wo sie am dichtesten auftreten, sind sie meistens bläschenförmig und übertreffen nur wenig die Epithelzellen an Größe. Ihre recht kleinen Kerne sind basal gelagert. Sonst sind sie von länglich schlanker Form. Bei einigen Tieren hat ZILL die gelben Pigmentkonkremente in freien Bindegewebszellen wiedergefunden; dies zwingt uns zur Annahme, daß wir es hier in der Tat mit einem Stoffwechselprodukt zu tun haben, das außerhalb der Pigmentdrüsen an ganz verschiedenen Stellen auftreten kann.

Die subepithelialen Drüsentypen, die bis jetzt beschrieben wurden, gelten für die Pulmonaten. Für die Landprosobranchier (*Pomatias elegans*) hat HERFS 1922 dagegen nur epitheliale Drüsen angegeben. Wie noch unten gezeigt werden soll, finden sich jedoch bei anderen Landprosobranchiern auch subepitheliale Drüsen in nicht geringer Anzahl. Diese lassen sich nach Sekret und Form unter die Drüsentypen der Landpulmonaten einreihen, wenn sie auch nicht immer entsprechende Ausmaße erreichen.

Die epithelialen Drüsen will ich nur kurz charakterisieren. Sie zerfallen in Schleim- und Eiweißdrüsen, erstere in solche, die Mucin und solche, die Mucinogen enthalten. Ihrer Größe nach passen sie sich den Epithelzellen an, zwischen denen sie sich befinden.

Um nun einen Vergleich der verschiedenen untersuchten Schneckenformen zu erleichtern, sollen im folgenden die Hautdrüsen, die den Fuß charakterisieren, die Semperschen Drüsen, die im Tentakelkopf ausmünden, und die Drüsen des Mantelrandes getrennt besprochen werden. Die Einzelheiten der Fußdrüsen werden dabei zusammen mit den Hautdrüsen besprochen.

## Spezieller Teil.

### Eigene Untersuchungen.

#### A. Die Drüsen des Fußes.

##### 1. Prosobranchia.

Untersucht wurden folgende Landprosobranchier: *Pomatias elegans*, *Cochlostoma perseianum*, *Cochlostoma septemspirale*, *Cyclophorus perdis*.

Es ist geradezu verblüffend, wie verschieden sich die drei Gattungen in der Ausbildung ihrer Hautdrüsen verhalten. Die auch von HERFS schon einmal untersuchte *Pomatias elegans* besitzt nur epitheliale Becherdrüsen (subepitheliale Drüsen befinden sich nur in der Fußdrüse). Es sind dies leicht aufgetriebene, bisweilen auch rundliche

Drüsen, die sich zwischen den Epithelzellen befinden, niemals in das darunterliegende Bindegewebe einsinken, und mit der Höhe der Epithelzellen variieren. Ihr Kern ist basal gelagert.

Wir unterscheiden basophile und acidophile Becherdrüsen. Ein Teil der basophilen Drüsen färbt sich mit Hämatoxylin Delaf. hellblau und ist dem Sekret nach wahrscheinlich der Typ echter Schleimdrüsen. Die anderen basophilen Drüsen färben sich mit demselben Farbstoff ganz dunkelblau, mit Bismarckbraun dunkelbraun, somit dürfte es sich bei ihrem Inhalt um ein »Mucinogen« handeln. Die dunkeln Drüsen fand ich am häufigsten auf der vorderen Rückenpartie, die hellen Drüsen vorwiegend zwischen den Epithelzellen des Rüssels eingestreut, an anderen Stellen, z. B. Sohle, Körperseiten, Mantelrand, treten sie nur ganz vereinzelt auf. Die acidophilen Becherdrüsen sind, wie auch HERFS feststellte, zahlenmäßig die wenigsten. HERFS ließ es dahingestellt sein, ob diese drei Drüsenarten selbständige Drüsentypen oder ob sie verschiedene Sekretionsstadien ein und desselben Typs darstellen. Meine Erfahrungen bei den Pulmonaten, wo Schleim- und Eiweißdrüsen in allen Fällen deutlich auseinander zu halten sind, ferner die selbständige Entwicklung der verschiedenen Drüsenarten, die ROTH verfolgt hat, und die enormen Dimensionen der Eiweißdrüsen bei dem nächst zu besprechenden Prosobranchier *Cochlostoma*, die gar keinen Zusammenhang mit den Schleimdrüsen aufweisen, sprechen dafür, daß es sich um gesonderte Drüsentypen handelt, mit gesonderter funktioneller Bedeutung. [Allerdings kennen wir solche rhythmischen Sekretionsphasen mit Übergang von acidophilem zu basophilem Sekret und umgekehrt in den Speicheldrüsen der Mollusken (HIRSCH 1918, KRIJGSMAN 1925, 1928), doch handelt es sich in diesem Fall um komplizierte Fermentbildungen, die an das Sekret dieser Drüsen gebunden sind.]

Unterhalb der Epithelzellen des vorderen Körpers, vorwiegend im Kopfrücken, treten bläschenförmige Zellen auf, einzeln oder in kleinen Gruppen. Sie sind meistens rund, 20—40  $\mu$  im Durchmesser, und wenn sie auch oft dicht unter dem Epithel liegen, so weisen sie nirgends Ausführgänge auf. Der Inhalt der Zellen erscheint wasserhell (sowohl bei Sublimat- als auch Zenkerfixierung), darin wenige dunkelblaue Granula, die meistens der Wandung angepreßt liegen, sowie der kleine Zellkern. Die Zellen erinnern stark an Pigmentdrüsen, wenn sie auch keine Ausführgänge und kein gelbes Sekret haben. HERFS beschreibt diese Zellen unter dem Namen »Pseudodrüsen«. Er nimmt ferner an, daß es sich bei diesen Zellen nicht um Drüsen, sondern um bindegewebige, evtl.



kalkführende Zellen handelt. Unterstützt wird er in dieser Annahme durch die Bemerkungen SIMROTHS (1896—1907), daß »in der Haut und im Mantelrand von Pomatias Kalkdrüsen vorhanden sind« und GARNAULTS (1887), »daß das Gewebe reich an Kalk sei«. Von dem Vorhandensein von Kalk in diesen Zellen konnte ich mich nicht überzeugen. Es mag vorläufig dahingestellt bleiben, ob sie Kalk oder evtl. irgendein Stoffwechselprodukt enthalten.

Wie oben schon bemerkt wurde, sind subepitheliale Drüsen nur in den Fußdrüsen vorhanden. Diese letzteren haben eine bedeutende Umwandlung erlitten, was wohl mit der physiologischen Arbeitsteilung beider Fußhälften zusammenhängt. Die Homologisierung dieser Drüsen mit den Sohlen- und Fußdrüsen anderer Prosobranchier erheischte besonderes Interesse und wurde Gegenstand vieler Untersuchungen sowie verschiedener Deutungen. Am einfachsten ist die Anhäufung von subepithelialen Drüsen, die sich in den vorderen Teil des Fußspaltes ergießen. Sie werden als Rest der diffusen Sohlendrüsen betrachtet. Komplizierter sind die beiden anderen Anhäufungen: »Sohlendrüse« und »Randdrüse«. Letztere läßt sich am besten mit der Fußdrüse vergleichen, wenn sie auch histologisch und morphologisch ganz abweichend gebaut ist (CLAPARÈDE 1885, HOUSSAY 1884, GARNAULT 1887, SIMROTH 1896—1907). Die Sohlendrüse besteht aus zwei Schläuchen, die vielfach gewunden in der Leibeshöhle liegen, und sich auch in den vorderen Fußspalt öffnen. Ihre Funktion als Schleimorgan hat THIELE (1927) angezweifelt und die Vermutung ausgedrückt, daß die sogenannten Sohlendrüsen im Dienste der Atmung stehen und die Bedeutung einer akzessorischen Lunge haben.

Da *Pomatias elegans* nur epitheliale Drüsen aufweist, lag es nahe, das gleiche für alle Landprosobranchier anzunehmen. Dies trifft nun aber keineswegs zu. Bei der Gattung *Cochlostoma* fand ich zu meiner größten Überraschung neben den epithelialen auch zahlreiche subepitheliale Drüsen. Folgende Beschreibung bezieht sich auf *Cochlostoma perseianum* (die Verhältnisse bei *Cochlostoma septemspirale* sind dieselben).

Beginnen wir die Besprechung der Drüsenhistologie mit der Untersuchung des Rüssels (Abb. 2). Das ganze Epithel des Rüssels, dorsal und in der Rinne, mit Ausnahme der beiden ventralen und etwas seitlichen Epithelstreifen, die gangliöse Tastplatten darstellen (*Gl*) (wohl entsprechend den gangliösen Tastplatten in den Mundlappen bei Pulmonaten), ist in ein Drüsenepithel umgewandelt. Jede Epithelzelle stellt eine Schleimdrüse dar. Diese epithelialen Drüsen (*Esd*) sind nur auf den

Rüssel beschränkt; sie erreichen eine Höhe von 30—40  $\mu$ , wobei die einfachen Epithelzellen nur 10—20  $\mu$  hoch sind. Mit Hämatoxylin Delaf. färben sie sich hellblau, ihr Sekret zeigt eine wabige Struktur und enthält auch dunklere Schleimgranula. Aber noch mehr als dieses Drüsenepithel überrascht uns eine äußerst dichte Drüsenanhäufung von subepithelialen Drüsen, die zusammen etwa 350  $\mu$  tief in das Bindegewebe hineinragen und beinahe alle Bindegewebszellen und Muskelfasern verdrängen. Es handelt sich um eiweißhaltige Drüsen (*SED*), die sich mit Eosin intensiv färben. Ihre Ausführgänge sind gegenüber denen der Pulmonaten scharfer abgesetzt, doch ist das wohl bedingt durch die Enge der Bezirke zwischen den epithelialen Drüsen, die ihnen als Ausmündung zur Verfügung stehen. Sie münden an den Spitzen der Falten (*Ag*), die durch Kontraktionen des Rüssels entstehen, während in den Vertiefungen dazwischen nur epitheliale Drüsen vorhanden sind. Dadurch entsteht ein besonders ausgeprägtes Bild. Die meisten Drüsen münden in der dorsalen Wand des Rüssels, in der ventralen Rinne finden sich nur vereinzelte Drüsen. Diese Eiweißdrüsen dehnen sich auch auf die Körperseiten aus (Abb. 3), anfänglich in einer Tiefe von 280  $\mu$ , um nach hinten sich allmählich zu vermindern und gegen die Schwanzplatte ganz zu verschwinden. Während die Eiweißdrüsen der Pulmonaten mannigfaltige Sekretionsstadien aufweisen, zeigen die Eiweißdrüsen von

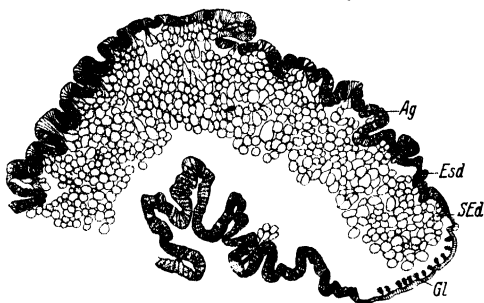


Abb. 2. Querschnitt durch die Hälfte des „Rüssels“ von *Cochlostoma perseianum*. Vergr. etwa 165fach. *ESd* Epitheliale Schleimdrüsen; *SED* Subepitheliale Eiweißdrüsen; *Ag* Ausführgang der Eiweißdrüsen. *Gl* Ganglien der gangliösen Tastplatten.

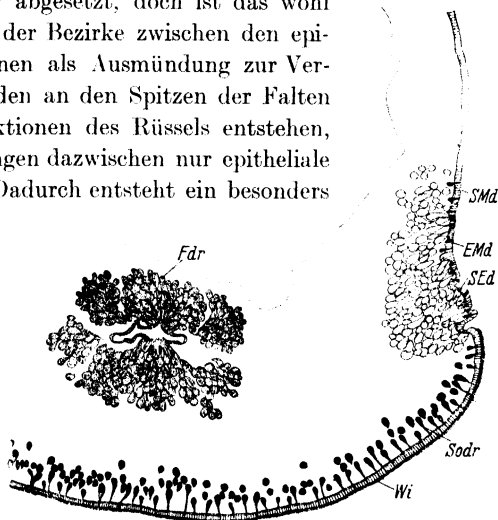


Abb. 3. Querschnitt durch die Hälfte des mittleren Fußabschnittes von *Cochlostoma perseianum*. Vergr. etwa 165fach. *Sodr* Sohlendrüsen; *Wi* Wimpersaum; *SED* Subepitheliale Eiweißdrüsen; *EMd* Epitheliale Manteldrüsen; *SMd* Subepitheliale Manteldrüsen; *Fdr* Fußdrüse.

zu verschwinden. Während die Eiweißdrüsen der Pulmonaten mannigfaltige Sekretionsstadien aufweisen, zeigen die Eiweißdrüsen von

*Cochlostoma* eine gleichmäßige Struktur, und zwar eine feine Körnelung. Die Kerne sind groß, rund, chromatinreich und größtenteils basalständig. Außer den Eiweißdrüsen befinden sich in den Körperseiten auch Schleimdrüsen, epitheliale (*EMd*) und subepitheliale (*SMD*), die sich mit Hämatoxylin und Bismarckbraun dunkel färben. Bedeutend zahlreicher und stets subepithelial (bis  $120\ \mu$  tief) befinden sich Drüsen desselben Inhaltes in der Sohle (*Sodr*). Ferner finden wir bei *Cochlostoma* eine stark entwickelte Fußdrüse (*Fdr*), die etwa  $\frac{4}{5}$  der Sohlenlänge ausmacht. Sie färbt sich mit Hämatoxylin genau wie die Fußdrüse der Pulmonaten, ihr Schleim stellt also ein echtes Mucin dar. Die Struktur des Sekretes ist teils wabig, teils granuliert. Während bei den Pulmonaten die zentrale Fußdrüse die mächtigste ist und nur die ventrale Wand des Kanals ein Flimmerepithel trägt (wogegen die dorsale Wand des Kanals nicht flimmert und die dorsale Drüsenschicht [masses supérieures] nur auf den vorderen Teil des Kanals beschränkt ist), finden wir bei *Cochlostoma* dorsale und ventrale Fußdrüse in der ganzen Länge des Kanals gleichmäßig ausgebildet und beiderseits ein Flimmerepithel. Auf dem vorderen dorsalen Rand der Sohle, vor dem Ausführungsgang der Fußdrüse, mündet ein Haufen von Drüsen, die sich etwas schwächer als die Fußdrüse färben. Daraus ergeben sich bei *Cochlostoma* nach Färbung und Lokalisation der Drüsen vier verschiedene Schleimarten.

Das Hautdrüsenbild von *Cyclophorus perdix* läßt sich teilweise mit dem von *Cochlostoma* vergleichen. Jedenfalls ist dieser Landprosobranchier ebenfalls durch eine Fülle von subepithelialen Drüsen ausgezeichnet. Epitheliale Drüsen, acidophile wie auch basophile, sind in den Körperseiten nur in geringer Zahl vorhanden. Die Eiweißdrüsen sind gegenüber *Cochlostoma* sehr schwach ausgebildet. Sie sind bedeutend kleiner als die Schleimdrüsen und lange nicht so zahlreich wie diese. Dagegen sind Schleimdrüsen mit intensiv färbbarem Sekret (Hämatoxylin und Bismarckbraun) reichlich ausgebildet. Sie reichen etwa  $150\ \mu$  in das Bindegewebe und liegen dicht beieinander. Letztere treten auch in der Sohle in derselben Dichte und Größe auf. Sie sind schlanker als die Sohlendrüsen von *Cochlostoma*. Ähnliche Schleimdrüsen, aber etwas kleiner, befinden sich auch im Rüssel und im Tentakelkopf. Bei *Cyclophorus perdix* habe ich auch vereinzelte Pigmentdrüsen gefunden.

## 2. Pulmonata.

### a) Basommatophora.

Untersucht wurden: *Pythia scarabaeus*, *Limnaea stagnalis*, *Limnaea succinea*, *Planorbis planorbis*, *Isidora* (*Physastra*) *ovalina*.

*Pythia scarabaeus* gehört zu den Auriculiden, die man zu den primitivsten Basommatophoren rechnet. Die Auriculiden zeigen eine außerordentliche Anpassungsfähigkeit, denn sie haben ihre Vertreter im Meer- und Brackwasser, im Süßwasser und auf dem Lande. Alle anderen Basommatophoren sind auf das Süßwasser beschränkt. *Pythia scarabaeus* lebt meist in der Strandzone, seltener weiter landeinwärts. Sie kann sich in ihre dicke feste Schale ganz zurückziehen. Die Mündung ist durch Falten und Zähne stark eingengt. Im Bestand ihrer Hautdrüsen erinnert uns *Pythia* interessanterweise stark an den Landprosobranchier *Cyclophorus perdix*, denn die Drüsen der Körperwand unterscheiden sich nicht viel von den Sohlendrüsen und stellen wie diese echte Schleimdrüsen dar. Sie sind etwas kleiner als die Sohlendrüsen ( $100\ \mu$  lang), die Drüsenköpfchen etwas runder, aber die feinen Ausführungsgänge sehr scharf abgesetzt. Mit Hämalaun und Hämatoxylin färben sie sich etwas dunkler als die Sohlendrüsen, aber sie färben sich nicht mit Bismarckbraun. Ihr Sekret ist wabig, die Ausführungsgänge dagegen enthalten kleine runde Schleimgranula. Die Schleimdrüsen der Sohle und der Körperseiten treten sehr zahlreich auf. Zwischen den Schleimdrüsen sind auch Eiweißdrüsen vorhanden, in den Körperseiten, besonders im Fußrand bedeutend häufiger. Sie sind kleiner als die Schleimdrüsen und von homogener Struktur. Große Manteldrüsen sind demnach im Fuß selbst nicht vertreten. Dagegen treten sie bei *Pythia* an einer ganz anderen Stelle auf, und zwar in einem merkwürdigen Beutel, der in der Lungenhöhle gelagert ist und sich auf die Unterseite des Mantelwulstes zwischen diesem und dem Fuß nach außen ergießt (s. u.).

Die anderen Basommatophoren, die ich untersucht habe, nähern sich in der Beschaffenheit der Hautdrüsen bedeutend mehr den Stylommato-phoren. HERFS (1922) hat die Hautdrüsen von *Limnaea stagnalis*, *Planorbis corneus* und *Amphipeplea glutinosa* untersucht. Die Manteldrüsen findet er im Vergleich zu denen der Landpulmonaten schmal, klein und nicht zahlreich. Die Eiweißdrüsen sind nach HERFS häufiger als bei den operkulaten Prosobranchiern, im Mantelwulst von *Planorbis corneus* sollen sie beträchtliche Größen erreichen. Ebenso finden sich Eiweißdrüsen in der Sohle. Irgendwelche Unterschiede in der Anhäufung erwähnt er nicht. Unter den Tieren, die ich untersucht habe, ist *Limnaea stagnalis* am besten mit Manteldrüsen ausgestattet. Sie sind etwa  $200\ \mu$  lang, relativ schmal und färben sich nicht intensiv weder mit Hämatoxylin noch mit Bismarckbraun. Zwischen den Manteldrüsen finden sich sehr zahlreiche Eiweißdrüsen, die sie an Länge ( $220\ \mu$ ) und Breite

etwas übertreffen. Eigenartig ist es, daß in der Sohle von *Limnaea* die Eiweißdrüsen ebenso häufig auftreten wie in den Körperseiten. Einige Eiweißdrüsen bei *Limnaea stagnalis* und *Planorbis planorbis* weisen mitunter eine gelbbraune Eigenfarbe auf. Es können Vorstadien von Kalkdrüsen sein, oder es handelt sich um einen Exkretstoff. Jedenfalls dürfte ihnen keine besondere Bedeutung zukommen, dafür ist ihr Vorkommen zu vereinzelt und nicht konstant. Die tropische *Limnaea succinea* ist etwas drüsenärmer als *Limnaea stagnalis*, die Verteilung der Drüsen ist dieselbe. *Planorbis planorbis* ist im Verhältnis zu *Limnaea stagnalis* geradezu drüsenarm. SEMPER (1856) behauptete, daß den kleinen *Limnaea palustris* und *Planorbis marginatus* die Drüsen im Fuß gänzlich fehlen. Jedenfalls sind bei *Planorbis planorbis* die Mantel- und Eiweißdrüsen in der Körperwand in ganz geringer Zahl vorhanden. Im Mantelwulst dagegen sind sie größer und zahlreicher als bei *Limnaea* (240  $\mu$ ). *Isidora* (Ph.) *ovalina* ist ebenfalls sehr drüsenarm. Allerdings sind im Verhältnis zur Körpergröße die Drüsen größer als bei *Planorbis planorbis*. Die Sohlendrüsen der oben genannten Süßwasserschnecken sind bei einer Länge von 220  $\mu$  sehr zahlreich und gleichmäßig verteilt. HERFS (1922) hat schon den Unterschied in der Färbung der Sohlendrüsen zwischen *Limnaea stagnalis* und *Planorbis corneus* hervorgehoben. Die Sohlendrüsen der ersteren enthalten kein echtes Mucin und färben sich nur schwach mit Bismarckbraun. So sei hervorgehoben, daß *Limnaea succinea* sich darin auf die Seite von *Limnaea stagnalis* stellt. Die Drüsen von *Isidora* (Ph.) *ovalina* wie die von *Planorbis planorbis* nehmen dagegen den braunen Farbstoff nicht an. Ganz schlanke echte Schleimdrüsen, wie sie HERFS nur in der Körperseite von *Planorbis corneus* gefunden hat, sind auch bei beiden *Limnaea*-Arten vorhanden. Nach Form und Sekretstruktur erinnern sie an die kleinen Drüsen der Limaciden (s. u.).

Von der Fußdrüse der Basommatophoren bemerkt SIMROTH (1909), daß die der Auriculiden auf der Seite der Stylommatophoren steht, während sie bei den anderen Süßwasserschnecken ganz klein, zum Teil kaum nachweisbar ist. In der Tat ist die Fußdrüse von *Pythia* gut entwickelt und nimmt etwa die Hälfte der Fußlänge ein. Zahlreiche Drüsen gruppieren sich um den Kanal, dessen Epithel auch ventral Flimmern trägt. Wie bei den Stylommatophoren sind ventrale und dorsale Fußdrüsen zu unterscheiden. Hier ist aber im Gegensatz zu den Stylommatophoren die ventrale Drüse, die sich nur auf den vorderen Teil des Kanals erstreckt, gering entwickelt. Die dorsale Drüse beginnt etwas weiter nach hinten und umfaßt allmählich den ganzen Kanal. Die Zellelemente

der dorsalen Drüse sind bedeutend größer als die der ventralen und färben sich auch intensiver.

Die Fußdrüse der Süßwasser-Basommatophoren wurde von SARASIN (1883) beschrieben als scharf umgrenztes Drüsenpaket, das sein Sekret in eine Vertiefung ergießt, welche von oben durch die Schnauze des Tieres, von unten durch den Vorderrand des Fußes begrenzt wird. Diese Bezeichnung »Vertiefung« trifft morphologisch gut zu, da wir hier keinen richtig histologisch differenzierten Kanal vorfinden wie bei den Stylommatophoren. Daß es sich bei diesem Drüsenpaket um ein Homologon der Fußdrüse der Stylommatophoren handelt, ist nicht anzuzweifeln, denn dieses Drüsenpaket wird auch vom Pedalganglion innerviert (SARASIN 1883). Die Fußdrüse ist bei allen oben genannten Süßwasserschnecken gleich schwach ausgebildet.

#### b) Stylommatophora.

**Succineidae.** — Untersucht wurden: *Succinea putris*, *Succinea oblonga*, *Succinea simplex*.

Bei allen drei Arten sind die Mantel- und Eiweißdrüsen zahlreich vorhanden. Abb. 4 mag eine Vorstellung von der Häufigkeit der Hautdrüsen im Fuß von *Succinea putris* geben. Bei dieser Schnecke reichen die Manteldrüsen bis  $350\ \mu$

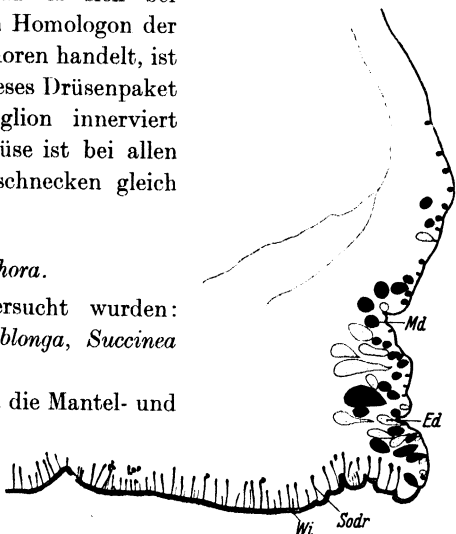


Abb. 4. Querschnitt durch die Hälfte des mittleren Fußabschnittes von *Succinea putris*. Vergr. etwa 90fach. Sodr Sohlendrüsen; Wi Wimpersaum; Md Manteldrüsen; Ed Eiweißdrüsen.

in das Bindegewebe hinein. Bei den zwei anderen Arten, die bedeutend kleiner sind, sind auch die Drüsen entsprechend kleiner ( $220\ \mu$  lang).

*Succinea oblonga* scheint mehr Manteldrüsen zu haben als *Succinea simplex*. Die Manteldrüsen der Succineiden weisen eine plumpe Form auf, die durch die besondere Breite der Drüsenbäuche bedingt ist. Am Mantelwulst kommt diese Plumpheit noch mehr zum Ausdruck (siehe Abb. 27). Die Eiweißdrüsen (Ed) sind etwas länger als die Manteldrüsen (Md). ZILL behauptete, daß bei *Succinea putris* die Manteldrüsen gegenüber den Eiweißdrüsen bedeutend zurücktreten. Das konnte ich nicht feststellen. HERFS hat von *Succinea putris* angegeben, daß die echten Schleimdrüsen in den Körperseiten nur selten auftreten. Dasselbe trifft

auch für *Succinea oblonga* zu; um so interessanter ist es, daß bei *Succinea simplex* die echten Schleimdrüsen in den Körperseiten zahlreich vorhanden sind. Die Sohlendrüsen von *Succinea putris* sind etwa  $260\ \mu$  lang, bei den zwei kleineren Species  $210\ \mu$ .

Die Fußdrüse ist bei allen drei Formen gleich ausgebildet. Sie ist in den obersten Schichten der Fußmuskulatur eingebettet. Über dem Eingang der Fußdrüse liegt die dorsale Drüschicht, die weiter nach hinten von den Vacuolenzellen abgelöst wird. Die ventrale Rinne des Kanals ist nicht tief. Im Dach sind keine Falten vorhanden. Entgegen der Behauptung ANDRÉS (1894), daß die Fußdrüse »volumineuse, assez compacte« sei, konnte ich für alle drei Arten keinen besonderen Drüsenreichtum feststellen.

**Cochlicopidae.** — Untersucht wurde: *Cochlicopa lubrica*.

Diese Schnecke läßt sich in der Größe mit *Succinea oblonga* vergleichen. Hinsichtlich der Hautdrüsen ist sie aber bedeutend drüsenärmer. Im Rücken und in den Körperseiten sind die schlanken Drüsen nur  $85\ \mu$  lang. Die Eiweißdrüsen sind etwas größer. Im Mantelwulst werden diese beiden Drüsenarten bedeutend größer (s. u.). Die Sohlendrüsen sind etwa  $110\ \mu$  lang und gleichmäßig verteilt. Eine Fußsaumrinne ist nicht vorhanden. Die ventrale und dorsale Fußdrüse ist gut ausgebildet. Die Vacuolenzellen am Dach der Fußdrüse sind besonders zahlreich.

**Vertiginidae.** — Untersucht wurden: *Vertigo antivertigo*, *Abida frumentum*, *Chondrina avenacea*.

Besonderes Interesse erheischte die Untersuchung der Drüsen bei der ersten winzigen Form. Vor allem ist man überrascht, Zellen des Körpers, wie z. B. Epithelzellen, Bindegewebszellen oder Drüsenkörper der echten Schleimdrüsen von derselben Größe anzutreffen, wie wir es bei bedeutend größeren Schnecken (*Succinea oblonga* oder *Clausilia*) kennen. Dadurch ergibt sich für die verminderte Körpergröße nur eine verminderte Zahl der Zellelemente. So ist auch die Anzahl der Drüsen gering, und sie haben kurze Ausführgänge. Die Sohlendrüsen erreichen eine Länge von  $42\ \mu$ . Auf einem Querschnitt fand ich etwa 6 Sohlendrüsen. Die Epithelzellen der Sohle sind etwa  $10\ \mu$  hoch. Mantel- und Eiweißdrüsen treten in den Körperseiten vereinzelt auf ( $28\ \mu$  lang). Dagegen nimmt die Fußdrüse einen großen Teil des Fußes ein. Vielleicht kann man daraus schließen, daß Fuß- und Sohlendrüsen bei diesen kleinen Tieren von primärer Bedeutung sind.

Im Fuß von *Abida* und *Chondrina* sind Mantel- und Eiweißdrüsen in geringer Zahl vorhanden, bedeutend weniger als bei der vorher be-

sprochenen *Cochlicopa lubrica*. Die wenigen Manteldrüsen sind etwa  $60\ \mu$  lang, die Eiweißdrüsen  $98\ \mu$ . (Im Mantelwulst sind sie zahlreicher und größer, s. u.). Die Sohlendrüsen ( $140\ \mu$ ) sind auf der Sohle gleichmäßig verteilt. Bemerkenswert ist es, daß in der Sohle beider Formen neben den Sohlendrüsen Eiweißdrüsen auftreten. Ihre Anhäufung ist individuell verschieden, bei den einen treten sie nur vereinzelt auf, bei den anderen sind sie äußerst zahlreich. Die Fußdrüse ist im Verhältnis zur geringen Ausbildung der Hautdrüsen recht gut entwickelt, ihre Drüsenelemente sind besonders kompakt.

**Enidae.** — Untersucht wurden: *Zebrina detrita*, *Ena montana*, *Ena obscura*.

BECK (1912), der diese Eniden bereits untersuchte, stellte einen außerordentlichen Reichtum an Schleim- und Eiweißdrüsen in der Haut fest, und erwähnte in bezug auf die drei Arten keinen auffälligen Unterschied. Es wäre indessen wissenswert gewesen, ob die Hautdrüsen der genannten Arten sich irgendwie unterscheiden, da sie Vertreter zweier verschiedener Biotope sind (s. o.) und die Festigkeit ihrer Schalen verschieden ist. Allerdings muß berücksichtigt werden, daß diese drei Arten verschieden groß



Abb. 5. Querschnitt durch die Hälfte des mittleren Fußabschnittes von *Zebrina detrita*. Vergr. etwa 50fach. Sodr Sohlendrüsen; Wi Wimpersaum; Md Manteldrüsen; Ed Eiweißdrüsen; Fdr Fußdrüse.

sind: *Zebrina detrita* ist bedeutend größer als *Ena montana* und diese größer als *Ena obscura*. Diese Größenverschiedenheit kommt auch in den Drüsen zum Ausdruck. So erreichen die Manteldrüsen von *Zebrina detrita* (Abb. 5) eine Länge von etwa  $600\ \mu$ , bei den zwei anderen  $200\ \mu$  und  $150\ \mu$ . Aber abgesehen von diesen Längenunterschieden treten die Manteldrüsen bei *Zebrina detrita* sehr zahlreich auf, wogegen *Ena montana* und in noch stärkerem Maße *Ena obscura* als drüsenarm bezeichnet werden können. Genau so ist das Verhalten der Eiweißdrüsen. Bei *Zebrina detrita* erreichen sie eine Länge von  $750\ \mu$  und sind außerordentlich zahlreich, bei *Ena montana* sind sie  $250\ \mu$  lang, bei *Ena obscura* nur  $230\ \mu$  und dazu in recht geringer Anzahl. HERFS (1922) hat *Zebrina detrita* untersucht. Er gibt für die Mantel-



drüsen eine Länge von nur  $250\ \mu$  an (für die Eiweißdrüsen  $550\ \mu$ ) und bemerkt, daß sie im Vergleich zu den Manteldrüsen einiger Laubschnecken an Zahl und Größe abnehmen. Meine obigen Angaben aber stammen von Individuen zweier ganz verschiedener Fundorte. Die Sohlendrüsen der drei Schneckenarten sind etwa  $450\ \mu$ ,  $320\ \mu$  und  $280\ \mu$  lang. Sie sind gleichmäßig auf der Sohle verteilt. Nach HERFS beanspruchen die Sohlendrüsen von *Zebrina detrita* eine Ausnahmestellung, insofern ihr Sekret sich mit Hämatoxylin hellblau färbt, mit Bismarckbraun hellbraun. Diese Ausnahmestellung gilt nach meinen Feststellungen auch für die beiden anderen von mir untersuchten Eniden. Zum Befund HERFS', daß das Sekret dieser Drüsen sich mit Hämatoxylin nur hellblau färbt, möchte ich bemerken, daß der Farbton individuell schwankt, und daß sie mitunter diesen Farbstoff intensiv aufnehmen. In allen Fällen aber verdrängt Bismarckbraun die blaue Farbe. Die braune Farbe der Sohlendrüsen ist dann stets heller als die der Manteldrüsen. Mit Safranin färben sich die Sohlendrüsen hellorange, die Manteldrüsen dagegen orangebraun. Mit Hämalan färbten sich die Sohlendrüsen hellgrau anstatt intensiv blau, die Manteldrüsen hell-blaugrau. Es sei noch an dieser Stelle erinnert, daß die Sohlendrüsen einiger Prosobranchier und Basommatophoren sich auch braun färben (s. o.). Die Fußdrüsen der drei Eniden zeigen genau dieselbe Farbreaktion wie die Sohlendrüsen. Sie sind bei allen drei Arten gleich gebaut.

Die Fußdrüse von *Zebrina detrita* ist von ANDRÉ (1894), später von BECK (1912) beschrieben worden. Entgegen der Behauptung BECKS, daß bei Eniden eine dorsale Fußdrüse nicht vorhanden sei, konnte ich die Angaben ANDRÉS bestätigen: die dorsale Fußdrüse bildet eine dichte Drüsenschicht über dem Eingang des Fußdrüsenkanals. Ihre Drüsen färben sich noch etwas heller als die der ventralen Drüsen. Überhaupt ist die Fußdrüse der Eniden sehr kompakt gebaut.

**Clausiliidae.** — Untersucht wurden: *Cochlodina laminata*, *Clausilia bidentata*, *Clausilia vetusta*, *Clausilia cana*, *Medora (Albinaria) coerulea*, *Delima stentzi*, *Delima itala*, *Delima dyodon paroliniana*, *Papillifera bidens*.

All die erwähnten Schließmundschnecken, deren Gehäusemündung durch Falten und Lamellen stark verengt ist und, wie der Name besagt, durch ein Kalkplättchen (*Clausilium*) abgesperrt wird, sind nicht drüsenreich. Die Unterschiede, die sie trotz verschiedener Biotope (Xerophile und Hygrophile) und Verbreitung aufweisen, sind gering. Bei allen reichen die Manteldrüsen etwa  $100\ \mu$  ins Gewebe hinein. Bei *Cochlodina laminata* sind die Manteldrüsen etwas breiter, wodurch die Art etwas drüsen-

reicher erscheint. Die Eiweißdrüsen sind bei allen geringer als die Manteldrüsen. Im Mantelwulst können sie mitunter zahlreicher werden. Die Fußdrüse ist bei allen kompakt und dicht gebaut. Die Dorsaldrüse bildet eine breite Schicht, die zu beiden Seiten des Pharynx in die Leibeshöhle hineinragt. Dahinter liegen zahlreiche Vacuolenzellen.

**Ferussaciidae.** — Untersucht wurde: *Ferussacia algerica*.

Die Hautdrüsen dieser Schnecke (Abb. 6) sind zahlreich ausgebildet. Besonders dicht treten sie im Schwanzrücken auf, der gegen das Ende zu leicht gekielt ist. Durch das Vorspringen dieses Teiles entsteht eine seichte Schwanzgrube, die ganz dicht von Drüsen, insbesondere Manteldrüsen, erfüllt ist. Überhaupt übertreffen die Manteldrüsen des Fußes (*Md*) an Zahl und Größe die Eiweißdrüsen (*Ed*). Sie erreichen eine Höhe von etwa  $150\ \mu$ . Sie sind relativ breit und nehmen demnach eine leicht rundliche Form an. An den Körperseiten sind auch zahlreiche echte Schleimdrüsen (*Esdr*) vorhanden. Sie sind meistens etwas kleiner als die Sohlendrüsen.

WÄCHTLER (1929) hat ferner die Hautdrüsen von *Caecilioides acicula* untersucht und auch für diese Schnecke einen Drüsenreichtum festgestellt. Er unterscheidet Schleim-, Eiweiß- und Kalkdrüsen. Nach der Abbildung, die er von den Hautdrüsen bringt (S. 367 Abb. 8), nach seiner Beschreibung der Struktur des Sekretes dieser Drüsen, hat er zweifellos die Manteldrüsen, die für alle Pulmonaten charakteristisch sind, für Kalkdrüsen gehalten. Meine Erfahrungen bei *Ferussacia algerica*, die nahe verwandt ist mit der vorher erwähnten Schnecke, berechtigt zu dieser Annahme. Die echten Schleimdrüsen hielt WÄCHTLER dagegen für die einzigen Schleimdrüsen der Körperseiten. Daher lehnte er ZILLS Bezeichnung »Manteldrüsen« ab. Seine Annahme wird verständlich, da die echten Schleimdrüsen nur in geringer Anzahl am Mantelwulst auftreten und keineswegs den Namen Manteldrüsen verdienen. Die Angabe WÄCHTLERS, daß die »Kalkdrüsen« genau wie die Schleimdrüsen wären, hat ROTH, ohne nachzuprüfen, als Beweis für seinen Befund, daß die Kalkdrüsen sich basophil färben, übernommen. Es stimmt wohl, daß die Kalkdrüsen sich basophil färben (s. oben), aber doch nicht genau wie die Schleimdrüsen, und vor allem ist das reife Kalksekret niemals wabig, sondern gekörnelt (gröbere oder feinere Kalkgranula).

WÄCHTLER stellte bei *Caecilioides acicula* eine Dreiteilung der Sohle fest, wobei das Mittelfeld »verhältnismäßig breit und wulstartig vor-

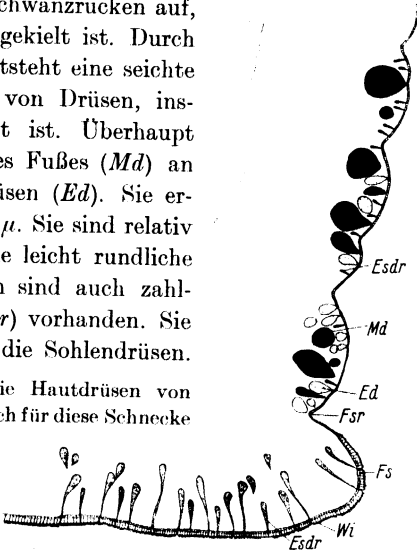


Abb. 6. Querschnitt durch die Hälfte des mittleren Fußabschnittes von *Ferussacia algerica*. Vergr. etwa 300fach. *Md* Manteldrüsen; *Ed* Eiweißdrüsen; *Esdr* echte Schleimdrüsen; *Fsr* Fußsaumrinne.

gewölbt« ist, während die Seitenfelder »extrem verschmälert sind und von dem Mittelfeld durch eine tiefe Furche getrennt sind«. Die Furche bezeichnet WÄCHTLER zum Unterschied von der »Fußsaumrinne« als »Sohlenrinne« [s. WÄCHTLER (1929) S. 361, Abb. 2, S. 365, Abb. 6]. Ich glaube, daß es sich hier um eine Verwechslung handelt. Das, was WÄCHTLER als »besondere Sohlenrinne« bezeichnet, ist die eigentliche Fußsaumrinne, die die Grenze der Sohle mit ihrem Flimmerepithel darstellt. Durch diese Rinnenbildung hängen die basalen Ränder der Körperseiten wie Falten über diese Rinne. Diese Falten hielt WÄCHTLER für die beiden reduzierten Seitenfelder der Sohle. Eine zweite Längsfurche, die etwas oberhalb der Fußsaumrinne läuft — und die sowohl WATSON (1929), der einige Vertreter der Ferussaciiden untersucht hat, und auch WÄCHTLER beschrieben haben —, entsteht dadurch, daß die bei *Ferussacia* ganz besonders schmale Sohle in den bedeutend breiteren Körper übergeht. WATSON hat bei den von ihm untersuchten Ferussaciiden eine ungeteilte Sohle festgestellt.

Die Fußdrüse von *Ferussacia algerica* weist keine Besonderheiten auf. Die dorsale Drüse ist gut ausgebildet. Im Dach sind keine Falten vorhanden. Die ventrale Rinne ist vorn seicht, nach hinten zu wird sie tiefer. Wie die Längswülste, die die Rinne von beiden Seiten begrenzen, besitzt auch das Epithel der Rinne hohe Flimmern. Als Eigenart der Fußdrüse von *Caeciloides acicula* gibt WÄCHTLER das Fehlen einer Rinne an, ebenso soll der Epithelstreifen zwischen den Längswülsten flimmerlos sein.

**Subulinidae.** — Untersucht wurden: *Subulina octona*, *Rumina decollata*.

WILLE (1915) hat die Hautdrüsen von *Rumina decollata* untersucht. Er fand sie zahlreich und mehr oder weniger tief bauchig in das Unterhaut-Bindehautgewebe hineinragend. Er unterschied Schleim-, Eiweiß- und Kalkdrüsen. Von den Kalkdrüsen betonte er, daß sie im Unterschied zu den Schleimdrüsen sich mit Bismarckbraun färbten. Danach zu schließen, kann es sich nicht um Kalk-, sondern um Manteldrüsen handeln. Ich stellte für die Manteldrüsen von *Rumina decollata* eine Maximallänge von etwa  $180\mu$  fest, eine im Verhältnis zur Größe des Tieres geringe Länge. Die Eiweißdrüsen sind nicht länger, meistens etwas kleiner. Dazwischen treten einzelne echte Schleimdrüsen auf. Im ganzen ist die Ausbildung der Mantel- und Eiweißdrüsen keine besonders intensive.

Bedeutend drüsenärmer ist *Subulina octona*. Entsprechend ihrer geringen Größe sind die Manteldrüsen nur etwa  $80\mu$  lang. Bei beiden

Arten habe ich meistens sehr kleine Pigmentdrüsen ( $10\text{--}15\ \mu$ ) angetroffen. Sie sind in der Sohle und in den Körperseiten zahlreich vertreten. Die Sohlendrüsen sind bei beiden gleichmäßig verteilt. Die Flimmern sind nur auf die Sohle beschränkt. Eine Fußsaumrinne ist nicht vorhanden.

Die Fußdrüse von *Rumina decollata* ist besonders kompakt gebaut. Im Boden des Kanals vermissen wir eine Rinne. So münden die Ausführgänge der Ventraldrüsen auf der ganzen ventralen Fläche des Kanals. Dagegen ist bei *Subulina octona* eine tiefe Rinne vorhanden. Bei beiden finden wir im Dach drei kleine Falten, und ebenso sind bei ihnen stark ausgebildete dorsale Drüsen vorhanden. Zwischen den intensiv sich färbenden Elementen der Dorsaldrüse von *Rumina* befinden sich auch Zellen genau derselben Form, die sich aber nicht basophil, sondern acidophil färben. Es handelt sich sicherlich bei ihnen um ein anderes Sekretstadium der reifen Drüsen, wahrscheinlich um junge Zellen. (Dieselbe Erscheinung treffen wir im speziellen Drüsenkomplex an der unteren Mantelrandwand derselben Tiere, die auch aus echten Schleimdrüsen besteht; s. u.) Hinter den dorsalen Drüsen treten die Vacuolenzellen auf.

**Achatinidae.** — Untersucht wurde: *Achatina hamillei*.

Bei dieser tropischen Form finden wir Schleim-, Eiweiß- und Pigmentdrüsen. Letztere treten besonders häufig auf, in der Sohle erreichen sie eine beträchtliche Größe, etwa  $200\ \mu$ . Besonders klein und rundlich sind sie in den Fühlern. Mantel- und Eiweißdrüsen sind im Verhältnis zur besonderen Größe des Tieres nicht stark ausgebildet. Die Manteldrüsen erreichen eine Länge von  $420\ \mu$ , die Eiweißdrüsen  $380\ \mu$ . Charakteristisch für *Achatina* ist eine am Anfang in der Fußmuskulatur eingebettete, sonst frei in der Leibeshöhle befindliche Fußdrüse. Während dieser Drüsenschlauch am Anfang breit und abgeplattet ist, wird er nach hinten zu schmaler und rund. Wie bei *Rumina* ist auch hier im Boden der Fußdrüse keine Rinne vorhanden. Im Dach des Kanals sind auch einige kleine Falten vorhanden. An Stelle der kleinen Vacuolenzellen finden sich längliche Eiweißdrüsen mit homogenem, intensiv sich färbendem acidophilem Sekret.

**Endodontidae.** — Untersucht wurden: *Punctum pygmaeum*, *Goniodiscus rotundatus*.

Die erstgenannte winzige Schnecke weist ähnliche Zell- und Drüsenverhältnisse auf wie die schon vorher erwähnte *Vertigo antivertigo*. Die Drüsen sind etwas kleiner. Die Fußdrüse nimmt im Verhältnis zum Fuß einen noch größeren Raum ein als bei *Vertigo*. Bei *Goniodiscus rotundatus* sind Mantel- und Eiweißdrüsen nur gering entwickelt,

70  $\mu$  lang. Die meisten Drüsen der Körperseiten befinden sich in der kleinen Falte, die über die Fußsaumrinne hinunterhängt. In der Sohle kommen einzelne Manteldrüsen vor. Die Sohlendrüsen sind etwa 180  $\mu$  lang. Eine gut entwickelte Fußdrüse mit tiefer Rinne ist vorhanden.

**Zonitidae.** — Untersucht wurden: *Aegopis verticillus*, *Oxychilus draparnaldi*, *Retinella nitidula*, *Zonitoides nitidus*, *Zonitoides hammonis*.

Es schien mir besonders wichtig zu sein, diese an Größe sehr ver-

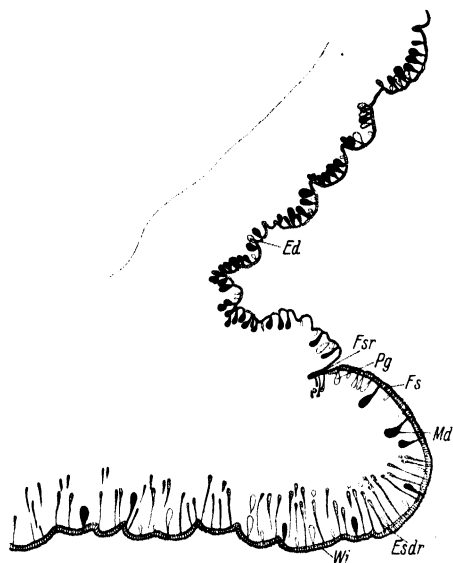


Abb. 7. Querschnitt durch die Hälfte des mittleren Fußabschnittes von *Aegopis verticillus*. Vergr. etwa 70fach. Esdr Sohlendrüsen; Fs Fußsaum; Fsr Fußsaumrinne; Wi Wimpersaum; Md Manteldrüsen; Ed Eiweißdrüsen; Pg Pigmentdrüsen.

schiedenen Vertreter der Familie der Zonitiden zu untersuchen, von denen *Aegopis verticillus* die größte, *Zonitoides hammonis* die kleinste ist. NALEPA (1883), der einen anderen Vertreter dieser Familie, *Zonites algirus*, untersucht hat, stellte eine geringe Entwicklung der Hautdrüsen dieser Schnecke fest. Auf Einzelheiten der Hautdrüsen ging er nicht ein. Die Hautdrüsen sämtlicher von mir untersuchten Zonitiden sind ebenfalls nicht sehr zahlreich. Bei *Aegopis verticillus* (Abb. 7) erreichen die Manteldrüsen (Md) eine Länge von 320  $\mu$ , bei *Retinella nitidula* 180  $\mu$ , bei *Zonitoides nitidus* 160  $\mu$  und bei *Zoni-*

*toides hammonis* nur 170  $\mu$ . Am zahlreichsten sind sie noch bei *Aegopis verticillus* und *Zonitoides nitidus* und abstufend bei *Retinella nitidula* und *Zonitoides hammonis* geringer. Eine Sonderstellung nimmt *Oxychilus draparnaldi* ein, dem die Manteldrüsen am Fuß beinahe fehlen. Ein Ersatz für die fehlenden Manteldrüsen scheinen die echten Schleimdrüsen zu sein, die an den Körperseiten und am Rücken sehr zahlreich auftreten, bei den anderen Formen sind die echten Schleimdrüsen nur vereinzelt vorhanden. Ferner sind die Eiweißdrüsen bei dieser Schnecke häufiger, während sie bei den anderen an Zahl und Größe weit hinter den Manteldrüsen zurücktreten. Die eigentümlichen »Wehrdrüsen« (Phylaciten) habe ich bei all den von mir untersuchten Zonitiden angetroffen. Sie

sind der verschiedenen Größe der Tiere entsprechend verschieden groß — bei *Zonitoides hammonis* etwa 30—40  $\mu$  im Querschnitt, bei *Aegopis verticillus* 170—210  $\mu$  (Abb. 35). Mit Ausnahme von *Zonitoides nitidus* sind sie sehr zahlreich vorhanden. Über ihre Verteilung am Körper wurde früher schon erwähnt (s. oben), daß sie am vorderen Rücken auftreten und zum großen Teil vom Mantelwulst bedeckt sind (s. Abb. 35). Bei *Oxychilus draparnaldi* erscheint diese Zone weißlich, im Gegensatz zum blauen Epithel der Umgebung. Die Phylaciten dieses Tieres sind besonders schlank (Abb. 36), und bei einem Exemplar enthielten sie außer dem acidophilen Sekret auch gelbliche Konkreme, die den Exkretstoffen der Pigmentdrüsen ähneln. Außer den Phylaciten hat ANDRÉ (1900) in der Haut von *Hyalinia cellaria* eigenartige kleine Gruben gefunden, die durch Einsinken der Epithelzellen entstanden sein können. Diese Gruben befinden sich in der Nähe der Phylaciten (Abb. 36), und zwar größtenteils davor. Im Längsschnitt sehen diese Gruben wie Beutel aus, mit engen Mündungen nach außen. Bei einer Epithelhöhe von 10—14  $\mu$  erreichen die Gruben eine Tiefe von etwa 140  $\mu$ . Das Epithel des basalen Beutels ist doppelt so hoch wie das des Ausführganges und der Körperseiten. Irgendeine drüsige Differenzierung der Epithelzellen des Beutels ist nicht zu sehen. ANDRÉ hat diese Gruben als Crypten bezeichnet. Solche Crypten fand ich bei *Aegopis verticillus*, *Oxychilus draparnaldi* und *Retinella nitidula*. Bei der ersten befinden sie sich im Rücken, zum Teil vor den Phylaciten, zum Teil zwischen ihnen. Bei den anderen gehen sie von der Mitte auf die rechte Seite über, einzelne sind auch auf der linken Seite zu sehen. SIMROTH (1909) spricht von der Wahrscheinlichkeit einer unbekannten Beziehung der Crypten zu den Genitalien oder Pallialorganen. Aber, wie noch gesagt werden soll, treten z. B. am Mantelwulst auch besondere Schleimanhäufungen auf, die nach rechts übergreifen, doch ist dies sicherlich nur durch die Asymmetrieverhältnisse der Gehäuseschnecken bedingt, ohne jede Beziehung zu oben genannten Organen. Bei *Retinella nitidula* sind die Crypten klein und in geringer Anzahl. Die Dreiteilung der Sohle ist für alle oben genannten Zonitiden charakteristisch wie auch die Ausbildung des flimmernden Fußsaumes bis zur Fußsaumrinne. In den beiden Seitenfeldern kommen Mantel- und Eiweißdrüsen vor, bei *Retinella nitidula* besonders zahlreich in allen drei Feldern. Bei *Aegopis verticillus* treffen wir zahlreiche Pigmentdrüsen an, und zwar in allen von der Schale nicht bedeckten Körperstellen. Die Fußdrüse ist bei allen gleich ausgebildet. Die dorsale Drüse stellt eine intensive Drüsenschicht dar. Im Dach des Kanals

sind keine Falten vorhanden. Die ventrale Rinne ist sehr tief, die Längswülste des Bodens sind sehr hoch und enthalten eigenartigerweise Eiweißdrüsen mit homogenem acidophilem Sekret. Die Elemente der ventralen Fußdrüse sind nicht zahlreich.

**Dauebardiidae.** — Ich habe selbst keine *Dauebardia*-Art untersucht, doch will ich aus den Darstellungen von PLATE (1891) und HERFS (1922) einige histologische Befunde herausgreifen, die weitgehend mit den Befunden bei den untersuchten Zonitiden übereinstimmen. Bei der Beschreibung der Phylaciten habe ich schon erwähnt, daß ich die großen bindegewebigen Zellen, die von PLATE und HERFS bei *Dauebardia rufa* gefunden wurden, für Phylaciten halte. PLATE beschreibt sie als rundliche,  $29\mu$  bis  $36\mu$  große Zellen, die von einer homogenen, braungelben Masse [das ist die Eigenfarbe des Sekretes, da PLATE (1891) keine acidophile Plasmafärbung verwendet hat] vollständig erfüllt sind. Da die Zellen in einiger Entfernung vom Epithel liegen, nimmt er an, daß sie ihr Sekret nie nach außen entleeren können, und daß es sich infolgedessen um besondere umgewandelte Bindegewebszellen handelt. HERFS (1922) beschreibt dieselben Zellen und findet, daß ihr Sekret acidophil ist. Er läßt es zunächst dahingestellt sein, ob diese Zellen sekretführende Bindegewebszellen sind oder ob sie doch nicht Beziehung zu den acidophilen Eiweißdrüsen haben. Ich habe sie auch zu den eiweißhaltigen Zellen gestellt, aber ich will betonen, daß sie sich jedenfalls deutlich von ihnen unterscheiden lassen, besonders durch die spezielle Stelle ihres Auftretens. Ebenso interessant ist der Befund von HERFS, daß *Dauebardia rufa* eine drüsenarme Schnecke ist, und daß die Mantel- und Eiweißdrüsen der Körperhaut nur in geringer Zahl vorhanden sind. Dasselbe hat auch ROTARIDES (1931) bei *Dauebardia transsylvanica* gefunden. So ist demnach die Drüsenarmut bei *Dauebardia* und bei den von mir untersuchten Zonitiden ein gemeinsames Merkmal. Wie sich HERFS diese Drüsenarmut erklärt, darauf werde ich später noch zurückkommen. Der Fuß von *Dauebardia rufa* hat auch eine Fußsaumrinne. HERFS spricht von einer versteckten Lebensweise dieses Tieres an ganz feuchten Stellen, wo »die Verdunstung in der feuchtigkeitsschwangeren Luft auf ein Minimum herabgesetzt, ja in den meisten Stellen wohl völlig eingestellt« ist.

**Vitrinidae.** — Untersucht wurden: *Phenacolimax pellucidus*, *Phenacolimax diaphanus*, *Vitrinopugio kotulae*.

ECKARDT (1914) behauptete, daß die Schleimdrüsen der Vitriniden relativ klein sind im Vergleich zu den Schleimdrüsen im Mantelwulst und daß sie das Epithel nach innen nur wenig überragen. Ich möchte dies dahin berichtigen, daß, wenn die Manteldrüsen auch kleiner als die Drüsen des Mantelwulstes sind, sie dennoch bei einer Epithelhöhe von  $7-10\mu$  eine Länge von etwa  $150\mu$  erreichen. Im Verhältnis zur Sohlenbreite sind sie sogar recht lang. Zwischen den weniger zahlreichen großen Manteldrüsen (*Md*) (Abb. 8) treten noch mehrere ganz kleine auf, die sich wie die großen Manteldrüsen färben. Die Eiweißdrüsen der Vitriniden treten hinter den Manteldrüsen zurück. Die Hautdrüsen bei allen drei von mir untersuchten Arten sind annähernd

gleich ausgebildet. Die Sohle der Vitriniden weist eine Dreiteilung auf. Die beiden Seitenfelder erfahren eine Vergrößerung dadurch, daß sie seitlich in den Fußsaum (*Fus*) übergehen, der durch eine Fußsaumrinne (*Fusr*) von der Basis der Körperseiten abgetrennt ist. Das Flimmerepithel der Sohle geht auf den Fußsaum über. Im Fußsaum und in den Seitenfeldern treten vereinzelte Manteldrüsen auf. Die Sohlendrüsen sind etwa  $140\ \mu$  lang. In den Seitenfeldern sind sie etwas zahlreicher.

Die Fußdrüsen der Vitriniden sind von ANDRÉ (1894) und ECKARDT (1914) beschrieben worden. Die dorsale Drüse

ist nicht stark ausgebildet. Hinter ihr befinden sich die Vacuolenzellen. Die Elemente der Ventraldrüse liegen nicht dicht beieinander und werden durch den

Pedalsinus, der zwischen ihnen verläuft, in zwei deutliche Haufen geteilt, die alle ihre langen Ausführgänge in die Rinne des Kanals schicken.

**Arionidae** und **Limacidae**. — Untersucht wurden: *Arion subfuscus*, *Arion empiricorum*, *Agriolimax agrestis*, *Limax maximus*.

Die Vertreter dieser beiden Familien sollen im folgenden zusammen vergleichend beschrieben werden, da es sich ja bei beiden um mitteleuropäische Nacktschnecken handelt, die unter denselben klimatischen Bedingungen leben. Es ist von besonderem Interesse, daß in der Versorgung mit Feuchtigkeit durch die Schleimdrüsen bei den Vertretern dieser beiden Familien zwei verschiedene Wege eingeschlagen wurden. Bei Limaciden sind die großen Manteldrüsen keineswegs so zahlreich, wie man es vielleicht von Nacktschnecken, die der Austrocknung stark ausgesetzt sind, erwarten würde, ja sie treten sogar an manchen Stellen der Haut gar nicht dicht beieinander auf, sondern in gewissen Abständen. Die Hauptpartien dazwischen werden ausgefüllt durch ganz kleine, bei schwacher Vergrößerung geradezu strichförmig aussehende Drüsen, die dicht beieinander ausmünden, und die HERFS (1922) als fädige Drüsen beschrieben hat. Die Bezeichnung trifft gut zu sowohl

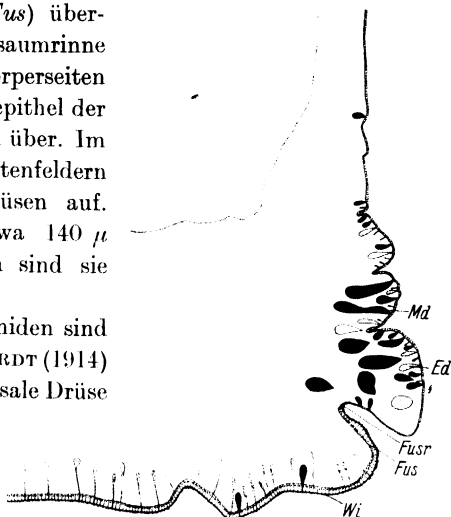


Abb. 8. Querschnitt durch die Hälfte des mittleren Fußabschnittes von *Phenacolimax pellucidus*. Vergr. etwa 250fach. *Fus* Fußsaum; *Fusr* Fußsaumrinne; *Md* Manteldrüsen; *Ed* Eiweißdrüsen.



für die Form als auch für das Sekret, das kompakt, fadenförmig ausgezogen aus den Drüsen quillt. Auf Schnitten sieht man aus der Mündung der Drüsen meist solche kleinen Schleimpfropfen hervortreten. Bei starker Vergrößerung sieht man, daß die Drüsen nicht immer stäbchenförmig sind, daß vielmehr der Drüsenbauch nur sehr klein und beinah ganz vom Kern ausgefüllt ist, und daß der Ausführungsgang nur schwach abgesetzt ist und sich bei seinem Eintritt in das Epithel zu einer kleinen Ampulle erweitert, die dann wieder spitz nach außen tritt. Da diese kleinen Drüsen bei den Limaciden sich in ihrer Farbreaktion wie die großen Manteldrüsen verhalten, so versuchte HERFS (1922), sie als ein Stadium der Manteldrüsen (bei ihm Kalkschleimdrüsen) zu deuten, bei denen »das Sekret ohne Aufnahme von viel Wasser in zähem Zustand verquillt und die Granula sich dabei fädig ausziehen«. Wenn man indessen den wesentlichen Größenunterschied zwischen den Manteldrüsen und diesen kleinen fädigen Drüsen berücksichtigt, gewinnt man doch den Eindruck, daß es sich trotz Ähnlichkeit der Farbreaktion ohne Zweifel um zwei Typen handelt: große Manteldrüsen in geringer Anzahl und zahlreiche kleine Drüsen. Wir haben bei der Besprechung der Drüsenarten hervorgehoben, daß, während die großen Manteldrüsen in bezug auf Form und Chemismus mehr oder weniger konstant bei den Pulmonaten vorkommen, die kleinen schlanken Drüsen verschiedenen Modifikationen unterworfen sind, die offenbar mit der mannigfaltigen Anwendung und Beanspruchung zusammenhängen. HERFS (1922) hat den Größenunterschied zwischen den beiden Schleimdrüsenarten nicht deutlich genug hervorgehoben. Er schreibt: »Allerdings scheinen sie meist kleiner zu sein als jene.« Die Größenunterschiede verhalten sich aber derart, daß bei  $280\ \mu$  Länge und  $80\ \mu$  Breite (an der breitesten Stelle) der Manteldrüsen die fädigen Drüsen  $70\ \mu$  lang und  $2-4\ \mu$  breit sind. Diese Art der Schleimversorgung ist bei *Agriolimax agrestis* und *Limax maximus* in derselben Weise verwirklicht. Die kleinen fädigen Drüsen stellen ihrer Form nach eine Art der schlanken echten Schleimdrüsen dar, bei deren Sekret es sich evtl. um ein Mucinogen handelt. Drüsen derselben Form, die aber Mucin enthalten, finden sich z. B. auch bei der noch zu besprechenden tropischen Nacktschnecke *Parmarion pupillaris*. Im vorderen Körper der Limaciden beherrschen diese kleinen Drüsen das gesamte Drüsenbild. Im Schild und im Schwanzrücken sind sie auch zahlreich vorhanden, jedoch kommen Mantel- und Eiweißdrüsen in größerer Anzahl dazu.

HERFS (1922) sprach zuerst von einem allgemeinen Vorkommen dieser fädigen Drüsen bei den Nacktschnecken, die er untersuchte. Er

bemerkte aber dann, daß bei *Arion empiricorum* diese fädigen Drüsen allerdings nur im Atemlochkanal und auf der Unterseite des Schildes vorkommen. Wie noch später gezeigt werden soll, gehören die Drüsen auf der Unterseite des Schildes bei der oben erwähnten Schnecke zu einem besonderen Komplex (s. u.), der gesondert von den Drüsen der Haut betrachtet werden wird. Die Drüsen dieses Komplexes sind in Form und Struktur von den fädigen Drüsen der Limaciden etwas verschieden. So bleiben nach HERFS die kleinen Drüsen bei dieser Schnecke nur auf das Atemloch beschränkt, und somit ist eine Verallgemeinerung dieser fädigen Drüsen für alle Nacktschnecken nicht zulässig.

Es muß betont werden, daß im Gegensatz zu den Limaciden bei Arioniden (*Arion empiricorum* und *subfuscus*) die Manteldrüsen vorwiegen, und daß bei ihnen echte Schleimdrüsen in geringerer Zahl verstreut vorhanden sind. BAECKER (1932) hat bei *Limax cinereus* und *Arion empiricorum* Manteldrüsen angetroffen, die dicht gefüllt waren mit länglichen, wetzsteinartigen Schleimgranula, die sich mit Hämalaun intensiv blau färbten (s. BAECKER 1932, S. 475, Abb. 9). HERFS (1922) hat sie auch bei *Arion empiricorum* beobachtet, während ich diese spezielle Struktur unter den Manteldrüsen von *Agriolimax agrestis* feststellen konnte. Mit Hämatoxylin Delaf. färben sich diese Granula dunkelblau, mit Safranin orangebraun. Eine solche Struktur ist zuerst von SEMPER (1856) gefunden und seitdem öfter diskutiert worden. Bei den von mir untersuchten Nacktschnecken waren die Eiweißdrüsen von *Agriolimax agrestis* am zahlreichsten entwickelt (700  $\mu$  lang). Hier tritt die eigenartige Erscheinung auf, die ich bei den anderen Nacktschnecken nicht angetroffen habe, daß nämlich ein großer Teil der Eiweißdrüsen in Kalkdrüsen umgewandelt ist.

Vom Schleim der *Agriolimax agrestis* ist schon seit langem bekannt, daß er viel Kalk enthält. An den Kalkdrüsen dieser Nacktschnecke ist der Befund ROTHS (1929) vom Zusammenhang zwischen Eiweiß- und Kalkdrüsen besonders schön veranschaulicht, denn wir haben hier alle Übergänge von Eiweißdrüsen mit homogenem Sekret bis zu solchen, die reife Kalkdrüsen darstellen. Letztere liegen meist tiefer im Bindegewebe und sind dann etwas breiter und sackiger als die Eiweißdrüsen. Das Sekret der Kalkdrüsen ist charakterisiert durch eine intensive Eigenfarbe — graubraun — und weist eine feine körnige Struktur auf. Die Kalkdrüsen behalten ihre Eigenfarbe auch bei Färbung mit basophilen Farbstoffen, nur manchmal habe ich mit Hämalaun und Thionin einen leicht violett-rötlichen Ton des Sekretes erzielt. Jedenfalls konnte der Kalk in diesen eiweißhaltigen Drüsen mit Hilfe der Kalkreaktion

nach KOSSA (ROMEIS 1924) als schwarzer Niederschlag nachgewiesen werden. Bezeichnend ist auch das Verschwinden des Kalkes in den Drüsen nach Entkalkung mit Salzsäure. Die Drüsen verlieren dann die graubraune Eigenfarbe und färben sich nur schwach acidophil. Am häufigsten waren die Kalkdrüsen im Schild und im Schwanzrücken vorhanden.

Eine Fußsaumrinne ist bei allen oben genannten Nacktschnecken vorhanden, bei den Arioniden ist sie ganz bedeutend tiefer. Bei den Limaciden ist eine deutliche Dreiteilung der Sohle zu erkennen. Bei den Arioniden sind in der Sohle Mantel-, Eiweiß- und Sohlendrüsen zahlreich vorhanden. Bei *Agriolimax agrestis* treten vereinzelte Manteldrüsen in beiden Seitenfeldern auf. Daß die Sohlendrüsen bei den schnell kriechenden Limaciden stärker entwickelt sind (HERFS 1922), kann ich nicht bestätigen. Die Fußdrüse von *Limax* ist schon durch BROCK (1886) eingehend beschrieben worden, von *Arion empiricorum* jüngst durch BAECKER. Bei beiden ist sie im oberen Teil der Fußmuskulatur eingebettet, die dorsalen Drüsen sind nur schwach entwickelt. Die Arioniden besitzen eine seichte Schwanzgrube, in der außer Manteldrüsen echte Schleimdrüsen zahlreich vorhanden sind.

**Ariophantidae.** — Untersucht wurden: *Trochomorpha solarium*, *Trochomorpha lomonti patulaeformis*, *Hemiplecta bataviana*, *Helicarion adolfi*, *Parmarion pupillaris*.

Diese verschiedenen tropischen Schnecken sind durch einen hohen cilientragenden Fußsaum mit Fußrinne charakterisiert. Wie bei den meisten Tieren, die eine Fußsaumrinne besitzen, treten in der Sohle außer den Sohlendrüsen auch Mantel- und Eiweißdrüsen auf. *Helicarion*, *Hemiplecta* und *Parmarion* sind mit Schwanzgruben ausgestattet. Bemerkenswert ist, daß die Schwanzgrube von *Hemiplecta* drüsenarm ist. Nur vereinzelte Manteldrüsen sind im Epithel der Gruben zu sehen. Drüsenreicher ist schon die Schwanzdrüse bei *Helicarion*, in der echte Schleimdrüsen ( $150\ \mu$ ) zahlreicher auftreten. Ganz besonders drüsenreich ist die Schwanzgrube von *Parmarion*, in der die echten Schleimdrüsen bei einer Tiefe von etwa  $280\ \mu$  ganz dicht nebeneinander ausmünden. Dieser Befund ist interessant, weil unter diesen drei Formen letztere eine ausgesprochene Nacktschnecke ist.

In den Körperseiten und im Rücken beider Trochomorphen sind die Manteldrüsen ganz klein ( $70\ \mu$  lang), so daß man sie ebenso gut als echte Schleimdrüsen betrachten kann. Etwas größer und zahlreicher sind die Eiweißdrüsen. Daß bei diesen kleinen Schnecken beide Drüsenarten bedeutend größer werden können, zeigt uns der Mantelwulst, wo die

Eiweißdrüsen sogar einen stattlichen Drüsenbeutel bilden (s. u.). Die Fußdrüse ist im Verhältnis zur geringen Größe bei diesen Tieren ganz besonders stark ausgebildet. Das Sekret der Drüsen ist stark gekörnelt. Die Längswülste im Boden des Kanals sind ganz besonders hoch, die Sohle weist eine deutliche Dreiteilung auf.

*Helicarion* ist durch eine ausgesprochene Armut an Eiweißdrüsen gekennzeichnet, selbst im Mantelwulst sind sie weder groß noch zahlreich. Das Sekret der wenigen Eiweißdrüsen ( $150\ \mu$  lang) ist homogen und stark acidophil. Echte Schleimdrüsen sind außerhalb der Schwanz- und Fußdrüse am Rücken und in den Körperseiten nicht vorhanden. Dagegen sind die Manteldrüsen im Verhältnis zur geringen Größe des Tieres recht groß,  $350\ \mu$  lang und zahlreicher vorhanden. Am häufigsten sind sie im Schwanzrücken.

Die Manteldrüsen von *Helicarion*, *Hemiplecta* und *Parmarion* sind in einigen Zügen von denen der anderen Landpulmonaten verschieden. Einmal sind die Konturen der Drüsen nicht so scharf umrissen, wie wir es bei den Manteldrüsen der Landpulmonaten gewöhnt sind, und dann färben sie sich nicht so intensiv weder mit Hämatoxylin Delaf. noch mit Bismarckbraun. Die Struktur der Manteldrüsen ist stark fädig.

Die Sohlendrüsen von *Helicarion* sind besonders tief ( $400\ \mu$ ) und scheinen kein Mucin, sondern ein Mucinogen zu enthalten, da sie die Bismarckbraunfarbe annehmen. Dasselbe ist der Fall mit den Semperischen Drüsen (s. u.) im Kopf dieser Schnecke. Die Sohle zeigt eine deutliche Dreifelderung. Im Fußdrüsenkanal ist die Rinne besonders tief, die Längswülste sind hoch und stark gewölbt.

*Hemiplecta* ist durch relativ geringen Drüsenreichtum ausgezeichnet. Die Eiweißdrüsen stehen hinter den Manteldrüsen stark zurück und beide sind nicht sehr häufig. Die Manteldrüsen erreichen etwa eine Länge von  $300\ \mu$ , die Eiweißdrüsen nur  $200\ \mu$ . Im Verhältnis zur Größe des Tieres sind sie gering (man vergleiche  $350\ \mu$  lange Manteldrüsen bei *Helicarion*). Etwas ausgeglichen wird die Armut an diesen beiden Drüsenarten durch zahlreiches Auftreten von echten Schleimdrüsen, die in ihrer Größe und Form den fädigen Drüsen der Limaciden gleichkommen. Die Sohlendrüsen fallen aus dem Rahmen der Pulmonaten durch ihre außergewöhnlich feinen Ausführgänge heraus, so daß sie selbst bei starker Vergrößerung kaum zu sehen sind. Auch die Drüsenbäuche sind ganz winzig. Diese Drüsen sind etwa  $550\ \mu$  lang. Dagegen sind die echten Drüsen der Fußdrüse so groß, wie sie sonst bei den anderen Landpulmonaten nicht anzutreffen sind. In der Fußdrüse konnte ich keine Rinne erkennen.

Von den untersuchten Ariophantiden ist *Parmarion* zweifellos am besten mit Schleim- und Eiweißdrüsen ausgestattet. Die Manteldrüsen erreichen eine Tiefe von  $420\ \mu$ , dazwischen treten sehr zahlreiche echte Schleimdrüsen auf, die genau wie die Sohlendrüsen tingieren. In bezug auf Schleimdrüsen läßt sich diese tropische Nacktschnecke ganz gut mit den europäischen Nacktschnecken vergleichen, dagegen sind die Eiweißdrüsen geringer entwickelt, wenn sie auch eine Länge von  $400\ \mu$  erreichen. Sie sind relativ schmal, das Sekret ist homogen und weist keinesfalls die mannigfaltigen Stadien auf, wie wir es sonst bei den Eiweißdrüsen gewöhnt sind. Die Sohlendrüsen sind sehr zahlreich und erreichen eine Länge von  $500\ \mu$ . In der Sohle münden sehr viele Mantel- und Eiweißdrüsen. Die Fußdrüse ist in den oberen Schichten der Fußmuskulatur gelagert. Sie ist gut entwickelt. Die Dorsaldrüse färbt sich bedeutend heller als die Ventraldrüse. Die flimmernden Längswülste in der Fußdrüse sind hoch und stark gewölbt.

**Bulimulidae.** — Untersucht wurde: *Partula carteriensis*.

Die Manteldrüsen dieser tropischen Schnecke erreichen eine Länge von ca.  $350\ \mu$  (bedeutend kleiner als dieselbe Drüsenart bei der etwa gleich großen *Zebrina detrita*) und treten zahlreich auf. Dagegen weisen die Eiweißdrüsen eine sehr geringe Entwicklung auf. Echte Schleimdrüsen scheinen in den Körperseiten zu fehlen. Die Sohlendrüsen sind etwa  $400\ \mu$  lang und sind gleichmäßig auf der Sohle verteilt. Die Fußdrüse ist kompakt, die Dorsaldrüse ist gut ausgebildet. Vom Dach des Kanals hängen einige kleine Falten herunter.

**Pleurodontidae.** — Untersucht wurden: *Chloritis argillacea argillacea*, *Papuina chancei*, *Amphidromus contrarius porcellanus*, *Amphidromus contrarius contrarius*.

Die zahlreichsten Manteldrüsen (*Md*) der von mir untersuchten Schnecken besitzt *Chloritis argillacea*. Sie reichen  $900\ \mu$  in das Gewebe hinein und sind etwa  $130\ \mu$  breit (Abb. 9 und Abb. 10). In den Körperseiten treten sie sehr dicht beieinander auf. Mit Hämalaun und Safranin kommt die fädige Struktur der Drüsen besonders schön zum Ausdruck. Außer den großen Manteldrüsen sind ganz kleine vorhanden ( $40\ \mu$ ), die den fädigen Drüsen der Limaciden ähneln und sich wie diese färben. Besonders zahlreich treten sie auf im vorderen Rücken und im vorderen Mantelwulst, wo größere Manteldrüsen nur in ganz geringer Zahl vertreten sind. Die Eiweißdrüsen dieser Schnecke sind mitunter länger als die Manteldrüsen (Abb. 9), sie sind jedoch lange nicht so zahlreich. Die Sohlendrüsen (bei einer Länge von  $630\ \mu$ ) sind zahlreich und gleichmäßig verteilt. Die Fußdrüse ist gut ausgebildet. Die Dorsaldrüse bildet

eine besonders hohe Schicht, die intensiver tingiert als die Ventraldrüse. Diese mündet am ganzen Boden des Kanals aus. Vom Dach hängen zahlreiche lange Falten in das Lumen hinein.

*Papuina chancei*, ebenfalls eine tropische Schnecke, ist bedeutend größer als die vorher genannte. Aber ihre Manteldrüsen sind lange nicht so groß wie die von *Chloritis*. Sie weisen eine Maximallänge von etwa  $420\ \mu$  auf. Allerdings treten sie auch sehr dicht beieinander auf, sind relativ breit und bilden an manchen Stellen eine zusammenhängende Drüsenschicht mit nur spärlichem Bindegewebe und Muskelfasern dazwischen. Die Eiweißdrüsen treten stark zurück. Der Hautmuskelschlauch von *Papuina* ist mit einer Fülle von dunklen Chromatophoren ganz auffällig durchsetzt. Bei den anderen Schnecken, z. B. *Hemiplecta*, lagern sie vorwiegend in der Bindegewebszone und im Epithel. Die Sohlendrüsen sind etwa  $700\ \mu$  lang. Die Fußdrüse ist von der von *Chloritis* nicht verschiedenen. Zwischen den Mantel- und Eiweißdrüsen münden zahlreiche echte Schleimdrüsen.

*Amphidromus contrarius porcellanus* und *Amphidromus contrarius contrarius* weisen in ihrem Drüsenbestand naturgemäß große Ähnlichkeit auf. Mantel- und Eiweißdrüsen sind bei diesen beiden

nicht zahlreich, selbst bei einer Länge von  $500\ \mu$ . Die Manteldrüsen dieser Tiere erinnern stark an die der Ariophantiden mit den unbe-

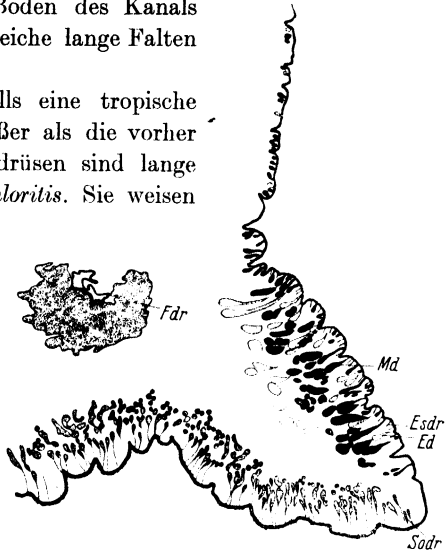


Abb. 9. Querschnitt durch die Hälfte des mittleren Fußabschnittes von *Chloritis argillacea argillacea*. Vergr. etwa 50fach. Sodr Sohlendrüsen; Md Manteldrüsen; Ed Eiweißdrüsen; Esdr echte Schleimdrüsen; Fdr Fußdrüse.

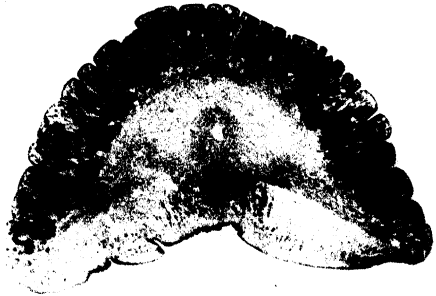


Abb. 10. Querschnitt durch den hinteren Fußabschnitt von *Chloritis argillacea argillacea*. Sublimat. Safranin. Vergr. etwa 15fach. Zwischen den dunklen Manteldrüsen des Fußrückens heller gefärbte Eiweißdrüsen, in der Sohle die schlanken Sohlendrüsen.

stimmten Konturen und etwas schwächer tingierbarem Sekret. Kleine fädige Drüsen sind zahlreich vorhanden. Die Fußdrüse weist keine Besonderheiten auf.

**Fruticicolidae.** — Untersucht wurden: *Cochlostyla rufogaster*, *Bradybaena similis*, *Fruticicola (Eulota auct.) fruticum*.

Es handelt sich hier um drei Formen, die in bezug auf Größe und vor allem Verbreitung recht verschieden sind. Bei *Cochlostyla* finden wir in den Körperseiten Mantel- und Eiweißdrüsen in größerer Anzahl,

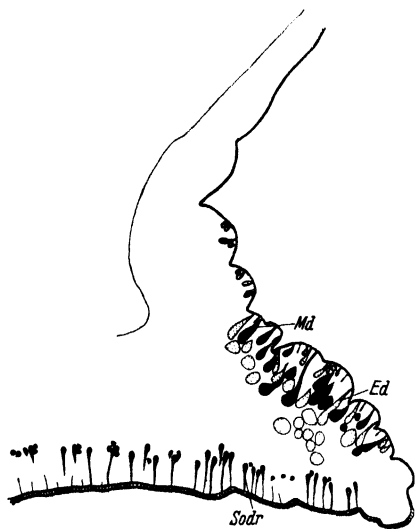


Abb. 11. Querschnitt durch die Hälfte des mittleren Fußabschnittes von *Fruticicola (Eulota) fruticum*. Vergr. etwa 60fach. Sodr Sohlendrüsen; Md Manteldrüsen; Ed Eiweißdrüsen.

aber von geringer Größe. Die Manteldrüsen sind etwa  $350\mu$  lang, die Eiweißdrüsen kleiner. Die Sohlendrüsen reichen etwa  $500\mu$  tief in die Fußmuskulatur. Die Fußdrüse weist keine Besonderheiten auf. Im Dach sind sehr viele tiefe Falten. Die Ventraldrüse mündet in einer breiten, seichten Rinne des Kanals.

*Bradybaena similis* besitzt nur wenige Manteldrüsen ( $280\mu$  lang), noch geringer ist die Zahl der Eiweißdrüsen. Echte Schleimdrüsen sind dagegen zahlreich vorhanden.

Ganz anders ausgestattet mit Mantel- und Eiweißdrüsen ist *Fruticicola (Eulota) fruticum*

(Abb. 11). HERFS (1922) hat sie sogar als drüsenreichste aller Gehäuse-schnecken, die er untersucht hat, hingestellt. Er gibt für die Manteldrüsen eine Länge von  $900-1000\mu$  an. Es mag sein, daß diese Zahlen sich auf Drüsen des Mantelwulstes beziehen, von denen ich schon früher bemerkt habe, daß sie die Drüsen des Körpers vielmals an Größe übertreffen, denn im Schwanzrücken von *Fruticicola fruticum* fand ich keine Drüsen, die länger als  $600\mu$  waren. Etwas tiefer reichen die Eiweißdrüsen und sind auch zahlreich (Abb. 11). Von den Gehäuseschnecken, die ich untersucht habe, nimmt diese Laubschnecke keineswegs diese Stellung ein, die ihr HERFS zugesprochen hat. In bezug auf Manteldrüsen wird sie von *Chloritis argillacia* (s. o.) sehr übertroffen. Bei der noch zu besprechenden *Levantina hierosolyma* sind die Mantel-

drüsen länger als bei *Fruticicola (Eulota) fruticum* und zahlreicher, die Eiweißdrüsen bedeutend größer ( $1300\ \mu$  lang), und im Mantelwulst ergeben die Drüsenmessungen noch größere Zahlen. Echte Schleimdrüsen treten vereinzelt auf. Die Fußdrüse zeigt den gewöhnlichen Bau.

**Extrem xerophile Helicidae.** — Untersucht wurden: *Helicella ericetorum*, *Helicella obvia*, *Helicella enica*, *Helicella striata*, *Helicella profuga*, *Helicella vestalis*, *Cochlicella ventricosa*, *Sphincterochila (Leucochroa auct.) candidissima*, *Eremina desertorum*, *Theba (Euparypha) pisana*.

Es handelt sich hier um eine Reihe von ausgesprochen xerophilen, wärmeliebenden Formen, deren Hauptverbreitungsgebiet die Mittelmeerländer sind. Sie sind alle an trockenen und besonnten Stellen zu finden. Diejenigen unter ihnen, die im kühlen Europa heimisch sind: *Helicella ericetorum*, *Helicella obvia* und *Helicella striata*, suchen sich hier die trockensten und wärmsten Stellen aus. Andererseits reicht das Gebiet von *Sphincterochila (Leuc.) candidissima* und *Eremina desertorum* im Süden der Mittelmeerländer bis tief in die Wüste hinein. *Theba (Eup.) pisana* und *Eremina desertorum* gehören nach THIELE zu den *Helicinae*, alle anderen zu den *Helicellinae*. Was mich veranlaßt, diese Formen trotzdem gemeinsam zu beschreiben und miteinander zu vergleichen, ist ihre extrem xerophile Lebensweise. Andererseits will ich zwei andere mediterrane Schnecken: *Monacha (Theba) syriaca* und *Monacha (Theba) carthusiana*, die THIELE auch zu den *Helicinae* rechnet, gesondert behandeln, da sie sich an geschützteren und kühleren Stellen aufhalten. Daß diese Trennung im Hinblick auf die Hautdrüsen histologisch auch begründet ist, soll weiter noch gezeigt werden. Von all diesen genannten Schnecken sind zuvor nur drei untersucht worden. HERFS (1922) hat den ersten Versuch gemacht, die Hautdrüsen der Xerophilen mit denen der Laubschnecken zu vergleichen. Schon am Anfang seiner Darstellung räumt HERFS *Helicella ericetorum* in bezug auf Reichtum und Größe der Manteldrüsen eine Sonderstellung ein: »Bei den xerophilen Schnecken sind die Manteldrüsen meist groß (größer als bei den Laubschnecken), aber nicht gerade zahlreich. Bei *Xerophila ericetorum* reichen sie sogar  $250\text{—}350\ \mu$  tief ins Gewebe, was im Vergleich zu der geringen Größe des Tieres einen sehr beträchtlichen Wert darstellt. Relativ genommen gehen die Drüsen bei *Xerophila ericetorum* tiefer ins Gewebe hinein als bei den übrigen Gehäuse-schnecken (vielleicht mit Ausnahme von *Eulota*). Schon bei *Buliminus detritus* nimmt die Entwicklung der Kalkschleimdrüsen nach Zahl und Größe ab ( $180\text{—}250\ \mu$  Länge), was in noch stärkerem Grade bei den dickschaligen ausländischen Formen, *Xerophila obvia* var. *dobrutschae* und *Levantina* der Fall ist« (S. 16). HERFS Behauptung einer generell



bedeutenderen Größe und Zahl der Manteldrüsen der xerophilen Schnecken trifft nun aber durchaus nicht zu. Wohl besitzt *Helicella ericetorum* zahlreichere Manteldrüsen als die etwa gleich großen *Helicella obvia* und *Helicella vestalis*. Aber hygrophile Schnecken von annähernd gleicher Größenordnung, wie etwa *Monacha incarnata* oder *Trichia (Fruticola) villosa*, haben größere und zahlreichere Manteldrüsen als *Helicella ericetorum*. Maße der Manteldrüsen der oben genannten

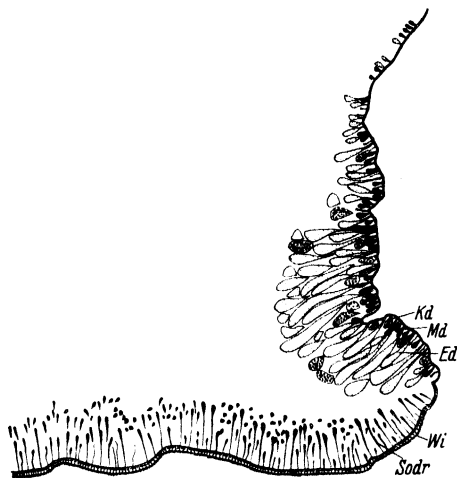


Abb. 12. Querschnitt durch die Hälfte des mittleren Fußabschnittes von *Sphincterochila (Leucochroa) candidissima*. Vergr. etwa 60fach. Sodr Sohlendrüsen; Md Manteldrüsen; Ed Eiweißdrüsen; Kd Kalkdrüsen; Sodr Sohlendrüsen.

xerophilen Schnecken be-  
tragen: *Helicella profuga*  
140  $\mu$ , *Cochlicella ventricosa*  
170  $\mu$ , *Helicella enica* 200  $\mu$ ,  
*Helicella vestalis* 200  $\mu$ , *Helicella ericetorum* 300  $\mu$ , *Helicella obvia* 200  $\mu$ , *Theba (Euparypha) pisana* 410  $\mu$ , *Eremina desertorum* 430  $\mu$  und *Leucochroa candidissima* 300  $\mu$ . Die Größen der Drüsen stufen sich mehr oder weniger mit den Größen der Tiere ab. Am wenigsten tief reichen sie (Md) bei *Leucochroa* (Abb. 12), dafür sind bei dieser Trockenschnecke die Eiweißdrüsen (Ed) besonders zahlreich und groß

(800  $\mu$ ), bei den anderen variieren sie je nach Größe der Arten zwischen 200—500  $\mu$  und sind häufiger als die Manteldrüsen. Bei all diesen xerophilen Schnecken finden sich auch kleine Kalkdrüsen zwischen den anderen eingestreut, am zahlreichsten sind sie wohl bei *Leucochroa candidissima*. Ein ganz besonderes Interesse beanspruchen die echten Schleimdrüsen in der Körperwand der Xerophilen. Vereinzelt oder zahlreicher haben wir sie bei mehreren der bis jetzt untersuchten Schnecken angetroffen. Von den eben beschriebenen Xerophilen besitzen *Euparypha pisana*, *Eremina desertorum*, *Helicella obvia* und *Helicella enica* besonders viele echte Schleimdrüsen, bei beiden letzten ragen sie außerordentlich tief (400—500  $\mu$ ) in das Gewebe der Körperseiten hinein.

Bei sorgfältiger Untersuchung von lückenlosen Schnittserien, die durch den Fuß mitsamt Mantelwulst angefertigt wurden (und zwar mußte der Eingeweidesack ein Stück hinter der Verwachsungslinie des

Mantelwulstes abgeschnitten werden), machte ich die Entdeckung einer sonderbaren Anhäufung von echten Schleimdrüsen, die bis dahin unbekannt war, und die für alle eben im Zusammenhang untersuchten Xerophilen charakteristisch ist. Bei der Beschreibung



Abb. 13. Querschnitt durch den Körper von *Helicella striata* (der Schnitt ist dicht hinter der vorderen Nackenlinie geführt). Vom Fuß sind nur die Partien, die vom Mantelwulst bedeckt sind, zu sehen. Auf der einen Seite der Mantelwulst, der in das Lungendach übergeht, auf der anderen Seite ist er abgeschnitten. Unter dem Boden der Lungenhöhle die „vordere Rückendrüse“, die sich nach beiden Seiten erstreckt. Vergr. etwa 100fach. LD Lungendach; Lh Boden der Lungenhöhle; VMW Vordere Mantelwulstwand; UMW untere Mantelwulstwand; Ed Eiweißdrüsen; Kd Kalkdrüsen; VoRd Vordere Rückendrüse; Ks Fußseite.

der Hautdrüsenarten habe ich diesen Drüsenkomplex als »vordere Rückendrüse« der extremen Xerophilen bezeichnet. Abb. 14 veranschaulicht uns diesen Drüsenkomplex (VoRd) bei *Helicella striata*. An der Stelle, wo der Mantelwulst mit der darunterliegenden Körperwand, dem Nacken, verwächst und die Lungenhöhle vorne bogenförmig abschließt, liegt darunter in der Körperhöhle ein Drüsenkomplex (Abb. 13), der wie die Verwachsungslinie bogenförmig angeordnet ist. Die echten Schleimdrüsen, aus denen dieser Komplex besteht, liegen ganz dicht beieinander und sind nur von wenigen Muskelfasern und Bindegewebszellen durchzogen. Zum Teil ragt der Komplex in die Leibeshöhle nach hinten hinein, so daß er etwas unter den Boden der Lungenhöhle zu liegen kommt, aber die meisten Zellen liegen unter dem Nacken und schicken ihre Ausführgänge, einzeln oder in Gruppen, durch die Partie der Körperwand hindurch. Da der Nacken ganz vom Mantelwulst bedeckt ist, ist dementsprechend auch die Ausmündung



Abb. 14. Schema zur Veranschaulichung der vorderen Rückendrüse (VoRd) bei *Helicella striata*.

dieser Drüsen verdeckt. Diese Beschreibung des Drüsenkomplexes von *Helicopsis striata* trifft nun auch für alle anderen kleinen *Helicellen* zu. Bei *Theba (Euparypha) pisana*, *Eremina desertorum* und *Sphincterochila (Leucochroa) candidissima* verändert sich die Morphologie dieser Rücken-drüse insofern, als bei diesen Schnecken die Drüsen ganz in der Nackenwandung eingebettet sind und nicht frei in die Leibeshöhle hineinragen. Vielleicht hängt es mit der stärkeren Ausbildung der Körperwand zusammen. Ein solcher Drüsenkomplex war bei *Monacha (Theba) syriaca* und *Monacha (Theba) carthusiana* nicht nachzuweisen, obwohl THIELE diese Gattung zu den anderen *Helicellen* stellt. Ebenso habe ich sie bei keiner der anderen von mir untersuchten mediterranen *Helicinae* gefunden. Über die Funktion dieses Drüsenkomplexes wird am Schlusse der Beschreibung aller schleimbereitenden Organe die Rede sein. Die Sohlendrüsen treten bei allen erwähnten Schnecken zahlreich auf. Besonders dicht und lang sind sie bei *Sphincterochila (Leuc.) candidissima*. Sie weisen hier besonders feine Ausführgänge auf. Die Fußdrüsen zeigen den gewöhnlichen Bau. Eine gut entwickelte Dorsaldrüse ist bei allen vorhanden. Vom Dach des Kanals hängen mehrere Falten herunter. Bei den drei größeren Formen sind die Fußdrüsen besonders kompakt ausgebildet.

**Xerophile Helicellinae.** — Untersucht wurden: *Monacha (Theba) syriaca*, *Monacha carthusiana*.

Die Manteldrüsen der ersten sind 170  $\mu$  lang, der anderen 120  $\mu$ . Bei *Monacha (Theba) carthusiana* sind sie zahlreicher. Beide übertreffen die anderen gleich großen *Helicellen* nur um ein wenig. Die Eiweißdrüsen sind etwas länger und häufiger als die Manteldrüsen. Echte Schleimdrüsen sind in den Körperseiten ganz vereinzelt vorhanden. Im Dach der Fußdrüse sind kleine Falten zu sehen. Die Drüsenschicht der dorsalen Drüse ist in der Mitte dünn, die Hauptdrüsenmassen befinden sich seitlich und ragen zu beiden Seiten des Pharynx in die Kopfhöhle, wodurch dieser Komplex paarig aussieht.

**Hygrophile Helicinae.** — Untersucht wurden: *Zenobiella (Monacha) incarnata*, *Trichia (Fruticicola) hispida*, *Trichia (Fruticicola) villosa*, *Perforatella bidens*, *Arianta arbustorum*, *Cepaea hortensis*, *Cepaea nemoralis*, *Helix pomatia*.

Die Drüsenmessungen bei den kleineren, dünnschaligen, hygrophilen Schnecken ergaben für Mantel-, Eiweiß- und Sohlendrüsen folgende Zahlen:

<i>Zenobiella (Monacha) incarnata</i>	400 $\mu$ ,	450 $\mu$ ,	320 $\mu$
<i>Trichia (Frut.) hispida</i>	210 $\mu$ ,	210 $\mu$ ,	240 $\mu$
<i>Trichia (Frut.) villosa</i>	400 $\mu$ ,	400 $\mu$ ,	300 $\mu$
<i>Perforatella bidens</i>	160 $\mu$ ,	160 $\mu$ ,	240 $\mu$

Abb. 15 und 16 veranschaulichen die Häufigkeit der Mantel- und Eiweißdrüsen bei *Zenobiella* (*Monacha*) *incarnata* und bei *Trichia* (*Frut.*) *hispida*. Bei *Trichia* (*Frut.*) *villosa* sind die Eiweißdrüsen zahlreicher als bei *Trichia* (*Frut.*) *hispida*. *Perforatella bidens* ist die drüsenärmste. In den Körperseiten habe ich bei keiner dieser Formen echte Schleimdrüsen gefunden. Die Sohlendrüsen sind bei allen, geringer ausgebildet

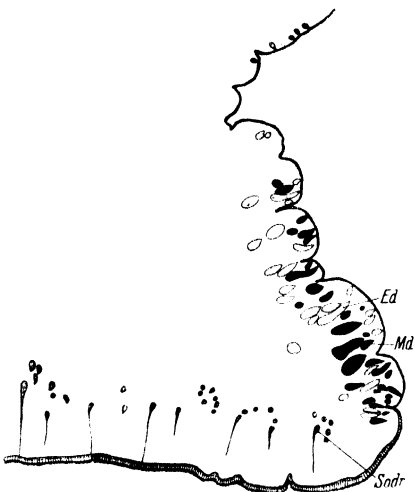


Abb. 15. Querschnitt durch die Hälfte des mittleren Fußabschnittes von *Zenobiella* (*Monacha*) *incarnata*. Vergr. etwa 100fach. *Sodr* Sohlendrüsen; *Md* Manteldrüsen; *Ed* Eiweißdrüsen.

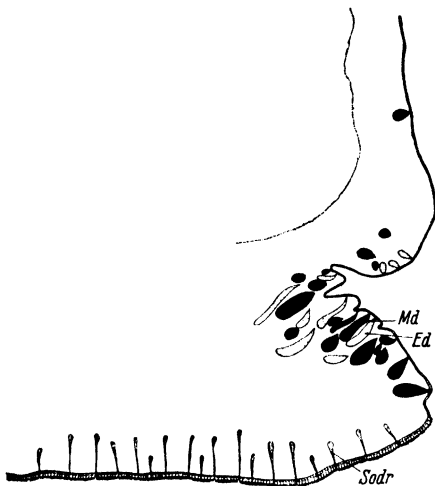


Abb. 16. Querschnitt durch die Hälfte des mittleren Fußabschnittes von *Trichia* (*Fruticicola*) *hispida*. Vergr. etwa 250fach. *Sodr* Sohlendrüsen; *Md* Manteldrüsen; *Ed* Eiweißdrüsen.

als bei den gleich großen Helicellen. Die Fußdrüse weist nichts besonderes auf.

Die Manteldrüsen von *Arianta arbustorum* erreichen eine Länge von etwa  $550\mu$ , die Eiweißdrüsen übertreffen sie nur wenig, und beide Drüsenarten weisen dieselbe Verteilung auf. Mit *Fruticicola* (*Eulota*) *fruticum* verglichen, weisen beide Drüsenarten eine ähnliche Verteilung auf, ein wesentlicher Unterschied besteht nur hinsichtlich der Größe der Eiweißdrüsen. Zwischen den Mantel- und Eiweißdrüsen sind echte Schleimdrüsen in geringer Anzahl eingestreut. Die Sohlendrüsen sind etwa  $500\mu$  lang und gleichmäßig verteilt. Junge Arianten zeigen eine entsprechende Verminderung der Zahl und Größe der Drüsen, die mit der schwachen Ausbildung der Körperwand zusammenhängt. Bei einer Fußbreite, die etwa ein Drittel der ausgewachsenen Schnecke ausmacht, waren die Manteldrüsen  $220\mu$ , die Eiweißdrüsen  $250\mu$  lang. Relativ länger sind die Sohlendrüsen dieser jungen Schnecke ( $240\mu$ ).

Im Dach der Fußdrüse hängen mehrere Falten herunter, die dorsale Drüse ist besonders gut ausgebildet und tingiert dunkler als die ventrale Drüse. Die Hautdrüsen von *Arianta* wurden von ZILL und HERFS beschrieben. HERFS hat auch die Gebirgsform *Arianta arbustorum* var. *alpicola* untersucht und keinen Unterschied in der Ausbildung der Drüsen bei beiden Formen gesehen.

Die Manteldrüsen von *Cepaea hortensis* und *Cepaea nemoralis* sind etwa  $500\ \mu$  lang; sie werden von den Eiweißdrüsen nur in geringem Maße übertroffen. Beide Drüsenarten weisen etwa dieselbe Verteilung und Häufigkeit auf wie die Drüsen von *Arianta*, ebenso die echten Schleimdrüsen und Sohlendrüsen. Ähnliche Resultate finden wir bei ZILL und HERFS, die ebenfalls *Cepaea* und *Arianta* verglichen haben.

*Helix pomatia* ist Ausläuferin einer Gattung, deren Hauptverbreitungsgebiet die Mittelmeerländer sind. ZILL hat die Drüsen dieser Schnecke gründlich untersucht und hat sie als Bewohnerin eines ähnlichen Biotops wie *Cepaea* und *Arianta* mit diesen beiden verglichen. Er stellt richtig fest, daß sie hinsichtlich der Drüsen mehr oder weniger übereinstimmen. Die Drüsenlängen, die ich festgestellt habe, betragen: Manteldrüsen  $550\ \mu$ , Eiweißdrüsen  $600\text{--}700\ \mu$ . (Es ist dabei zu beachten, daß *Helix pomatia* bedeutend größer ist als *Cepaea* und *Arianta*.) Echte Schleimdrüsen sind in geringer Anzahl vorhanden. Die Sohlendrüsen sind  $500\ \mu$  lang. Die Fußdrüse ist bereits von BURKHARDT (1916) beschrieben worden.

**Xerophile Helicinae.** — Untersucht wurden: *Murella sicana*, *Murella gyrostroma*, *Eobania vermiculata*, *Levantina hierosolyma*, *Helix aspersa*, *Helix kisonis*, *Helix melanostoma*.

Von den bereits besprochenen xerophilen *Helicellinae* unterscheiden sich die jetzt genannten, da sie sich in geringerem Maße der Sonne aussetzen. Bei *Murella sicana* erreichen die Manteldrüsen eine Länge von  $400\ \mu$ , dagegen sind die Eiweißdrüsen an Zahl und Größe bedeutend stärker ausgebildet. Zwischen diesen beiden Drüsenarten sind echte Schleimdrüsen und Kalkdrüsen eingestreut. *Murella gyrostroma* weist ähnliche Drüsenverhältnisse auf, ebenso *Eobania vermiculata*. Die Sohlendrüsen sind bei allen drei Arten etwa  $450\ \mu$  tief.

Unter den größeren Helicinen überrascht uns *Levantina hierosolyma* mit ihrem ausgesprochenen Drüsenreichtum. Die Manteldrüsen erreichen eine Länge von  $700\ \mu$  und treten sehr zahlreich auf (s. Abb. 17). Noch häufiger sind die Eiweißdrüsen, die sich dazu sehr tief in das Bindegewebe erstrecken ( $1200\text{--}1300\ \mu$ ). Abb. 17 mag uns die Häufigkeit der Drüsen in den Körperseiten veranschaulichen. Im Schwanzrücken

sind sie noch intensiver entwickelt. Auch echte Schleimdrüsen treten in größerer Zahl auf. Die Sohlendrüsen erreichen eine Länge von  $600\ \mu$ . Pigmentdrüsen sind besonders in der Kopffregion zahlreich vertreten. Die Fußdrüse ist gut ausgebildet, die Dorsaldrüse bildet eine dicke Schicht von Drüsen, die sich sehr intensiv färben. HERFS hat *Levantina mardinensis* untersucht. Während er für die Eiweißdrüsen und echten Schleimdrüsen eine starke Ausbildung feststellte, sollen die Manteldrüsen im Vergleich zu den anderen von ihm untersuchten Schnecken stark abnehmen. Wie oben erwähnt wurde, stimmt letzteres für die Manteldrüsen von *Levantina hierosolyma* nicht.

Die großen xerophilen Helicinae: *Helix melanostoma*, *Helix kisonis* und *Helix aspersa* weisen ähnliche Drüsenverhältnisse auf wie *Helix pomatia*. Die Manteldrüsen erreichen eine Länge von  $550\ \mu$  und sind ebenso häufig. Bei *Helix melanostoma* und

*Helix kisonis* sind die Eiweißdrüsen bedeutend länger, etwa  $800\ \mu$ . Echte Schleimdrüsen sind bei allen drei Arten gut vertreten, auch Kalkdrüsen sind vorhanden. Die Sohlendrüsen weisen dieselbe Länge auf, die Fußdrüse denselben Bau. Bei *Helix aspersa* habe ich auch Pigmentdrüsen gefunden.

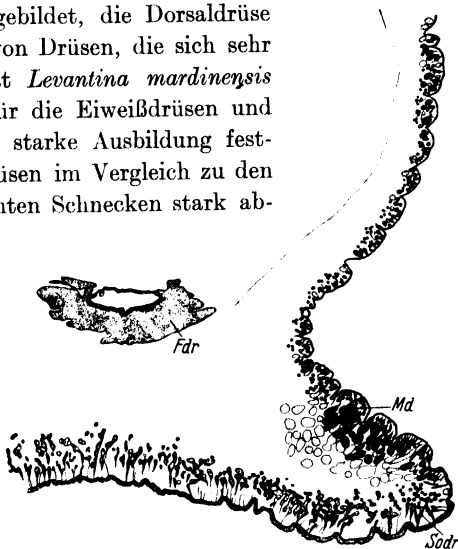


Abb. 17. Querschnitt durch die Hälfte des mittleren Fußabschnittes von *Levantina hierosolyma*. Vergr. etwa 35fach. Sodr Sohlendrüsen; Md Manteldrüsen; Fdr Fußdrüse.

### B. Sempersche Drüsen.

In seinen »Beiträgen zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten« beschrieb SEMPER (1856) ein Organ, welches er bei einer Reihe von ihm untersuchter Pulmonaten (*Limax*, *Arion*, *Helix*, *Limnaea*) gefunden hatte. Es handelte sich (bei *Limax*) um ein symmetrisches Organ, das aus einer Reihe von kleinen Läppchen besteht, die hinter der Mundöffnung größtenteils frei in der Leibeshöhle den Schlundkopf halbkreisförmig umgeben. Die beiden einander entsprechenden untersten Läppchen, die auf den Boden der Kopfhöhle aufliegen, waren auch die größten. Dieses Organ wird jederseits von drei bis vier Nerven durchzogen, die dicht beieinander dem oberen Gehirnganglion entspringen. Von diesen ist der Nerv der stärkste, der den untersten größten Lappen durchzieht und vor seinem Eintritt in denselben einen Ast an den kleinen Fühler abgibt. Dieses

Organ fand SEMPER am stärksten bei der Gattung *Limax* ausgebildet, während es bei den anderen Gattungen so klein war, daß er die Läppchen nur mit großer Mühe feststellen konnte. Es ist ihm nicht gelungen, die genaue histologische Struktur der geschilderten Läppchen zu ermitteln, nur soviel erkannte er, daß sie aus »großen Zellen« zusammengesetzt waren, die denen der Speicheldrüse am meisten ähnelten. Obwohl manche Zellen dem Epithel ganz dicht auflagern, sah SEMPER dennoch keine Ausführungsgänge dieser Zellen, welche die Drüsennatur deutlich gemacht hätten. Daher war diesem Forscher die physiologische Bedeutung des Organs sowie auch das Verhalten der Nerven nicht klar geworden. Allerdings veranlaßte der Reichtum der Nerven ihn zu der Vermutung, die er mit aller Vorsicht aussprach, daß es sich um ein Geruchsorgan handeln könne, was aber erst nach Erforschung der histologischen Struktur dieses Organes erhärtet werden könnte. KEFERSTEIN (1862) erwähnte zum erstenmal diesen von SEMPER festgestellten Komplex als »Sempersches Organ« — eine Bezeichnung, die sich seither in der Literatur eingebürgert hat. Es wurde nun bald Gegenstand vieler Untersuchungen. In Ermangelung eingehender vergleichender Untersuchung bei vielen Schneckenformen wurden aber Morphologie, Struktur und funktionelle Bedeutung dieses Organs bis zur Gegenwart nicht ausreichend geklärt bzw. sogar oft mißgedeutet.

Bei der Lösung dieses Problems wurden von den meisten Autoren zwei wesentliche Punkte vernachlässigt: es wurden, wie bereits angedeutet, zu wenig Formen untersucht und die Ergebnisse vorschnell verallgemeinert, und sodann wurden die Lagebeziehungen nicht sorgfältig genug beachtet. Dadurch entstanden Verwechslungen, die sich zum Teil bis in die neueste Literatur erhalten haben. Es hatte zwar schon SEMPER festgestellt, daß die Läppchen bei den verschiedenen Gattungen nicht gleichmäßig ausgebildet sind, doch wurde dieser Umstand immer wieder vernachlässigt. Wir werden sehen, daß, soweit die Autoren Vertreter der Gattung *Limax* untersucht haben, sie die Semperschen Läppchen gefunden haben und sich vom rein drüsigen Bau des Organes überzeugen konnten. Sobald sie aber eine andere Gattung zum Gegenstand ihrer Untersuchung wählten und die Befunde mit der Beschreibung SEMPERs nicht übereinstimmten, bezweifelten sie diese Angabe und kamen zu einer ganz anderen Deutung dieses Organs. Diese Fehlerquelle ist für unsere vergleichende Darstellung gerade von besonderem Interesse.

Als erster versuchte SIMROTH (1876) das »Sempersche Organ« zu klären. Sein Untersuchungsobjekt war *Helix pomatia*. Da er solche Läppchen, wie sie SEMPER bei *Limax* beschrieben hat, nicht fand, folgerte er daraus, daß solche Läppchen gar nicht vorhanden waren. Dagegen wandte er seine Aufmerksamkeit den Nerven zu, die Mundlappen und Mundpapillen innervieren, und über deren Verlauf SEMPER sich damals noch nicht ganz klar war. Er nahm an, daß diese Nerven ein Geschmacksorgan darstellen. Die »großen Zellen«, die SEMPER beschrieben hat, glaubte er in den Schleimdrüsen wiederzufinden, die in ziemlicher Anhäufung

die Mundlappen erfüllen. Daß sie aber ein Homologon der Läppchen bei *Limax* darstellen könnten, wurde ihm nicht klar.

Zur selben Zeit, aber unabhängig von SIMROTH, beschrieb LEYDIG (1876) die Mundlappennerven und die gangliösen Tastplatten, mit denen sie enden. Dabei entdeckte er im Innern der Mundlappen von *Limax arborum* einen weißlichen Ballen, den er nach Vergleich von *Limax cinereoniger* als eine Anhäufung von Drüsen erkannte, deren lange Ausführgänge durch die Wand der Mundlappen nach außen münden. So hat er unbeeinflusst von SEMPER, dessen Resultat er in diesem Zusammenhang nicht erwähnt, die Semperschen Drüsenlappen wieder entdeckt, aber sich über ihre Funktion nicht geäußert. SOCHACZEWER (1881) beschrieb das »Sempersche Organ« von *Limax* als rein drüsig. SARASIN (1883) hat das Studium des »Semperschen Organs« wieder aufgenommen. Wie SIMROTH hat er die histologischen Untersuchungen an *Helix pomatia* ausgeführt und ist daher zu ähnlichen Resultaten gekommen. Er erwähnt nichts über irgendwelche Drüsenanhäufungen, die sich in der Kopfregion befinden. Wie SIMROTH nimmt auch er an, daß die Mundpartien in der Semperschen Darstellung durch Kontraktion nach innen verlagert waren und daß sie das »Sempersche Organ« darstellen. Auch er widmet seine Untersuchungen vorwiegend den Mundlappen und Papillennerven. Durch diese Mißdeutung wurden die Angaben SEMPERs, LEYDIGs, SOCHACZEWERs über spezielle Drüsenanhäufungen völlig verwirrt. Die Marburger Forscher haben sich in den späteren Jahren um die anatomischen und histologischen Untersuchungen von *Helix pomatia* verdient gemacht, ließen aber in bezug auf das Sempersche Organ die Auffassungen SIMROTHs und SARASINs bestehen. So nimmt SCHMALZ (1914) an, daß die Mundlappen mit Nerven und Ganglien ein Geschmacks- oder Geruchsorgan darstellen, d. i. das Sempersche Organ, und TRAPPMANN (1915) bemerkt, daß die Papillen, die den Mund umgeben und Sinnesorgane tragen, die Semperschen Organe genannt werden.

Im Jahre 1885 untersuchte SIMROTH eine lange Reihe von Limaciden, und es gelang ihm ohne weiteres, die Drüsenballen, die sich in der Kopfhöhle und in den Mundlappen befinden und sich nach außen ergießen, nachzuweisen. Ebenso konstatierte er, daß zwischen Drüsen und Nerven gar keine Beziehungen bestehen. Es ist aber interessant, daß SIMROTH die Semperschen Drüsen bei Arioiden nicht finden konnte. In seinem Urteil ist er jedoch diesmal vorsichtig, denn er sagt: »das Sempersche Organ fehlt, wenigstens springen keine Drüsenballen frei aus der Haut nach innen.« HANITSCH (1888) hat das »Sempersche Organ« bei *Limax maximus* als ein schleimbereitendes Organ gedeutet.

Wir sehen, wie schwierig die Erfassung eines Organs ist, dessen Ausdehnung bei den verschiedenen Familien verschieden ist, und daß eine Homologisierung des Organs bei den verschiedenen Schnecken erst nach Sichtung eines größeren Materials möglich ist.

Nach all den verschiedenen bis jetzt besprochenen Deutungen der Semperschen Drüsen trat BABOR (1895) in seiner Abhandlung »Über die wahre Bedeutung des sogenannten Semperschen Organs der Stylommatophoren« mit der Annahme eines ganz anderen Verhaltens der Morphologie dieser Drüse und einer völlig anderen physiologischen Deutung auf. Er stellte die Behauptung auf, daß die Semperschen Drüsen an der Decke in die Buccalhöhle münden, was er aber nicht durch Abbildungen belegt hat. Er verglich diese Drüsen mit den Speicheldrüsen, die sich in den Oesophagus ergießen, und stellte bei beiden eine gleiche histologische



Struktur fest. Diese Befunde veranlaßten ihn, eine Beziehung dieses Drüsenkomplexes zum Verdauungsapparat herzustellen und die Drüsen als »pharyngeale Speicheldrüsen« zu bezeichnen. Indem er von neuem einen Zusammenhang der Nerven, die die Läppchen durchziehen, mit den Drüsen betonte, sprach er ihnen als pharyngeale Speicheldrüse eine besondere Bedeutung zu.

Die Annahme, daß die Drüsen in die Buccalhöhle münden, ist ohne Zweifel eine Verwechslung, die bewirkt ist durch den Umstand, daß sich der Kopf mit seinen Anhängen bei jeder leisesten Berührung und fast stets bei der Fixierung einstülpt, wodurch eine vollständige Verlagerung stattfindet. Die inneren Organe: Mundhöhle mit Kiefer und Papillen, der Pharynx, die Nerven, die vom Cerebralganglion den Kopf innervieren, ziehen in das Innere zurück, und mit ihnen werden auch die Semperschen Drüsen nach innen gedrängt, was bei mangelnder Berücksichtigung des Einstülpungszustandes anders gedeutet werden kann. Merkwürdig ist es, daß BABOR trotz spezieller Studien über die Entwicklung dieses Organs zu solchen Resultaten gekommen ist. BABORS neue Deutung des Semperschen Organs schien überzeugend zu wirken, denn ohne diese näher zu überprüfen, wurde sie von SIMROTH (1909) und MEISENHEIMER (1912) übernommen. Während MEISENHEIMER die Deutung der Semperschen Drüsen als pharyngeale Speicheldrüse ohne weiteres übernahm, erfuhr die anatomische Beschreibung bei ihm eine Abänderung und zwar folgendes: »zwei vom Boden der Mundhöhle sich erhebende Längswülste, die in der Medianebene durch eine Furche voneinander geschieden sind und seitlich durch kleine Vorwölbungen bis zum Oberkiefer hinziehen...«. Leider hat MEISENHEIMER dieser Beschreibung keine Abbildung hinzugefügt.

Diese Darstellung des Semperschen Organs durch MEISENHEIMER ist eine neue, denn es handelt sich dabei um eine weitere Verlagerung der Drüsen in die Mundhöhle, während sie ja BABOR als außerhalb des Pharynx befindlich beschrieben hat, nur daß er sie »an der Decke in die Buccalhöhle« münden sah. Diese irrtümliche Auffassung MEISENHEIMERS beruht auf einer Verwechslung. Die beiden Wülste in der Mundhöhle, die er beschrieben hat, sind die zwei basalen großen Papillen, die sich am Eingang der Mundhöhle befinden und in diese hineinragen. Wie die anderen kleinen Papillen, welche die Mundöffnung umgeben, sind auch diese völlig drüsenfrei, unpigmentiert, und enthalten zahlreiche Sinneszellen. Dieser Auffassung MEISENHEIMERS folgten MATTHES (1914) und auch neuerdings BAECKER (1932). Er beschrieb das Sempersche Organ als zwei aus Ganglien und eigenartigen großen Zellen bestehenden Längswülsten am Boden der Mundhöhle. Diese Be-

schreibung ist um so unverständlicher, als er die einschlägige Literatur nach MEISENHEIMER (ECKARDT 1914, ROTARIDES 1927) kennt.

Einen gründlichen Versuch, das Sempersche Organ endgültig zu klären, machte ECKARDT (1914). Es ist ihm dabei vor allem gelungen, festzustellen, daß zwischen Semperschem Organ und Mundhöhle bzw. Verdauungsapparat keinerlei Zusammengehörigkeit besteht, und daß mithin eine Deutung als pharyngeale Speicheldrüse ganz auszuschalten ist. Er zeigte deutlich, daß die Drüsenhaufen sich außerhalb des Pharynx, in der Kopfhöhle, befinden und sich nach außen ergießen. Zu denselben Resultaten ist später auch ROTARIDES (1929, 1930) gekommen. Leider hat ECKARDT die Mundlappennerven als Hauptbestandteil des Semperschen Organs hingestellt und die Drüsen nur als Nebenbestandteile betrachtet, was keineswegs im Sinne des Entdeckers ist. Denn SEMPER hat in erster Linie die drüsigen Läppchen beschrieben, und sie sind es, die seine Aufmerksamkeit erregt haben. Freilich hat der scheinbare Nervenreichtum dieses Organs ihn auch beschäftigt, aber er bemerkte selbst, daß das Verhalten der Nerven noch erforscht werden müßte. So hat sich denn herausgestellt, daß die Mundlappennerven sich zu den Mundlappen so verhalten wie die Fühlernerven zu den Fühlern, und daß sie lediglich einen Teil der Drüsen durchziehen.

So bleiben demnach die Drüsen die Hauptträger des von SEMPER entdeckten Organs, und als solche bilden sie den Gegenstand meiner Untersuchungen. Die Studien ECKARDTS erfolgten nur an zwei Gattungen: Limaciden und Vitriniden. Da die Semperschen Drüsen bei diesen Tieren vorwiegend auf die Mundlappen beschränkt sind, verallgemeinerte er diesen Befund für alle Pulmonaten. Er bezeichnete diesen Komplex als Mundlappendrüse und ließ gleichzeitig den Ausdruck »Sempersches Organ« fallen. Bei der Ausdehnung meiner Untersuchungen auf einen weit größeren Kreis von Gattungen ergab es sich aber, daß die Drüsenanhäufungen keineswegs für alle gleich sind und nicht immer nur auf die Mundlappen beschränkt sind. In vielen Fällen ist die Bezeichnung Mundlappendrüse zu eng gefaßt und demnach in dieser für alle Pulmonaten verallgemeinerten Form nicht zulässig. Um eine neue Bezeichnung zu vermeiden, will ich von den »Semperschen Drüsen« sprechen, zumal der Name SEMPER gerade durch die vielen Verwechslungen so eng verknüpft ist mit diesem Drüsenkomplex.

#### Eigene Untersuchungen.

**Limacidae.** Abb. 18 mag das Verhalten der Semperschen Drüsen bei *Agriolimax agrestis* veranschaulichen. Der Querschnitt ist vorne

durch Mundlappen und Schlundkopf geführt. In der Leibeshöhle frei, zwischen Körperwand (KW) und Schlundkopf befinden sich die Drüsenlappen (Semp. Dr), von ganz feinen Membranen der interstitiellen Binde substanz umgeben. Innerhalb der Bindegewebehäutchen liegen die Drüsen dicht beieinander, platten sich gegenseitig etwas ab und bilden zusammenhängende wohlgeformte Drüsenlappen, die auf beiden Seiten des Pharynx in Form und Größe beinahe symmetrisch sind. Solche in ihrer Form so festgefügte Drüsenlappen charakterisieren nur

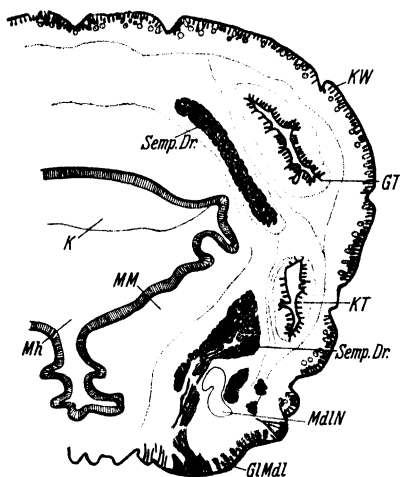


Abb. 18. Querschnitt durch die Hälfte der vorderen Partie des Kopfes von *Limax agrestis* (Fühler eingestülpt). Vergr. etwa 90fach. MM Mundmasse; Mh Mundhöhle; K Kiefer; GT Großer Tentakel; KT kleiner Tentakel; GlMdL Mundlappenganglien; MdLN Mundlappennerv; SempDr Sempersche Drüsen; KW Körperwand.

die Limaciden. Bei makroskopischer Untersuchung sind sie abgeplattet und von weißlicher Farbe. Auf der Abbildung sind nur die beiden seitlichen größten Lappen zu sehen, da die kleineren, die etwas dorsal über dem Pharynx sich befinden, davor liegen. Zwischen den Drüsen des basalen größten Lappens befindet sich ein angeschnittener Teil des Mundlappennerven (MdLN). Die Ausführungsgänge dieses Komplexes sieht man deutlich zu beiden Seiten der Ganglienplatte des Mundlappens ausmünden. Sie sind ganz fein und lang (man vergleiche die Länge dieser Drüsen mit den Hautdrüsen). Das Sekret dieser Drüsen färbt sich wie

das echter Schleimdrüsen mit Hämatoxylin Delaf. dunkelblau, nicht aber mit Bismarckbraun. In den kleinen rundlichen Drüsenbäuchen mit den großen chromatinreichen, zentral gelegenen Kernen ist das Sekret wabig, während in den Ausführungsgängen dunkelgefärbte Schleimgranula vorhanden sind. Die kleinen Drüsenanhäufungen, die sich dorsal über dem Pharynx befinden, münden mit ihren kürzeren Ausführungsgängen hinter dem Kiefer.

Bei *Limax maximus* fand ich die Läppchen entsprechend der Größe des Tieres auch größer, sonst verhalten sie sich genau wie bei *Agriolimax agrestis*. Die Verteilung der meisten Drüsen zu beiden Seiten des Pharynx und ihre vorwiegende Ausmündung in die Mundlappen hat ECKARDT (1914) veranlaßt, sie als Mundlappendrüsen zu bezeichnen. Eine ähn-

liche Verteilung der Drüsen werden wir noch bei einer Reihe von Formen antreffen, die im System zu den primitiveren unter den Pulmonaten gerechnet werden. Wie aus der Einleitung zu ersehen ist, sind auch noch verschiedene andere Limaciden untersucht worden. Die Verteilung der Semperschen Drüsen ist stets dieselbe, nur die Anzahl der Läppchen schwankt etwas. Bei *Amalia gracilis* und *Amalia marginata* sind sie auf zwei kleine Läppchen jederseits reduziert [SIMROTH (1885), BABOR (1895)].

**Vitrinidae.** Die Semperschen Drüsen der von mir untersuchten Vitriniden (*Phenacolimax pellucidus*, *Phenacolimax diaphanus* und *Vitrinopugio kotulae*) bilden keine so scharf umrissenen Anhäufungen, wie wir sie bei den Limaciden gesehen haben. Jederseits ist nur ein Haufen von Drüsen vorhanden, die sich dicht beieinander zwischen Mundlappen und Schleimfühler befinden und zum Teil den Mundlappennerv umringen und zu beiden Seiten der gangliösen Tastplatte ausmünden. Ihre Ausführgänge sind größtenteils im Gewebe der Mundlappen eingebettet. Dorsal münden einige kleine unregelmäßige Drüsengruppen. Histologisch lassen sich die Semperschen Drüsen ohne weiteres mit denen der Fußdrüse oder der Sohle vergleichen.

**Arionidae.** Bei diesen Nacktschnecken finden wir keine geschlossenen Drüsenlappen, die so frei in die Leibeshöhle hineinragen, wie es bei den Limaciden der Fall ist. Dadurch ergibt sich ein ganz anderes Bild, als wir es etwa von den Limaciden kennen. Die Semperschen Drüsen mit ihren kurzen Ausführgängen sind größtenteils in den Mundlappen oder sonst in der Kopfwandung eingebettet und nur bei mikroskopischer Untersuchung wahrnehmbar. Daher folgerte SIMROTH (1885), daß die Semperschen Drüsen den Arioniden vielleicht fehlen. Wer die Semperschen Drüsen von *Arion* allein untersucht, wird wahrscheinlich Mühe haben, sie als spezielle Anhäufung aus den anderen Drüsen der Haut herauszuerkennen, da sie nicht so deutlich wie bei *Limax* ins Auge springen. Es ist jedenfalls interessant, daß die ähnlich lebenden Nacktschneckenfamilien Arioniden und Limaciden in der Ausbildung der Semperschen Drüsen sich so stark unterscheiden. Die Semperschen Drüsen der Arioniden sind etwa so lang wie die Sohlendrüsen. Wie bei diesen schlängeln sich die Ausführgänge durch die Körperwand hindurch. Ich habe untersucht *Arion empiricorum* und *Arion subfuscus*. Die Ausbildung der Semperschen Drüsen ist für beide Arten dieselbe.

**Zonitidae.** Über das Vorhandensein von Semperschen Drüsen im Kopf der Zonitiden [mit Ausnahme von *Daudebardia*, die man nach THIELE (1931) zu den Zonitiden stellen könnte], ist uns bis jetzt nichts bekannt. Eine makroskopische Untersuchung würde nicht zum Ziele

führen, da die Semperschen Drüsen allgemein schwach ausgeprägt sind und außerdem größtenteils in den Mundlappen eingebettet sind. Bei *Aegopis verticillus* und *Oxychilus draparnaldi* fand ich nur eine schwache Entwicklung (den auf Abb. 19 dargestellten Verhältnissen bei *Zebrina detrita* entsprechend). Ebenso gering ausgebildet sind die Semperschen Drüsen bei den kleineren Formen: *Retinella nitidula*, *Zonitoides nitidus* und *Zonitoides hammonis*. Dorsal über dem Pharynx münden nur vereinzelte Schleimdrüsen. Bei einer solchen Ausdehnung der Semperschen Drüsen kann man hier wohl von Mundlappendrüsen sprechen. Über die Semperschen Drüsen bei *Daudebardia rufa* berichtet ROTARIDES (1930) folgendes: »Sie bestehen aus einzelnen Läppchen, die durch Ringfasern voneinander getrennt sind und nur auf der Basis an der Körperwand befestigt sind.« Es sei an dieser Stelle an die Behauptung BABORS (1895) erinnert, daß bei der carnivoren *Amalia marginata* die Semperschen Drüsen eine besondere Bedeutung bei der Verdauung der Beute erlangen, was eben schon dahin berichtet wurde, daß die Semperschen Drüsen im Vergleich zu denen anderer nichtcarnivorer Limaciden sogar geringer entwickelt sind. Bei den carnivoren unter den Zonitiden zeichnen sich nun ebenfalls die Semperschen Drüsen nicht durch eine besondere Ausdehnung aus.

**Ferussaciidae.** Die Semperschen Drüsen von *Ferussacia algerica* stellen nur geringe Drüsenanhäufungen jederseits des Pharynx dar. Sie erreichen ungefähr die Größe der Sohlendrüsen, färben sich intensiv wie diese und münden einzeln seitlich bis zu dem kleinen Fühler hinauf. Bei *Caecilioides acicula*, die zu den Ferussaciiden gerechnet wird, konnte WÄCHTLER die Drüsen in den Mundlappen nicht feststellen. Vielleicht hat er die kleinen Anhäufungen, wie sie etwa *Ferussacia* charakterisieren, übersehen und nur nach größeren Drüsenkomplexen gesucht.

**Subulinidae.** In seiner Monographie über *Rumina decollata* erwähnt WILLE (1915) nichts über die Semperschen Drüsen. Ich habe diese Schnecke sowohl als auch *Subulina octona* untersucht. Die wenigen Drüsen, die ganz und gar in den Mundlappen eingebettet sind, bilden hier die Semperschen Drüsenanhäufungen. Da im Tentakelkopf überhaupt kaum andere Drüsen vorhanden sind, heben sich die wenigen Mundlappendrüsen jedenfalls ab. Bei einer vergleichenden Darstellung lassen sie sich durchaus als Homologa der bedeutend intensiveren Anhäufungen, wie wir sie bei *Limax* gesehen haben, erkennen.

**Achatina hamillei.** Auch bei dieser tropischen Schnecke, die unter den Landschnecken zu den größten gerechnet wird, habe ich nur

eine geringe Ausbildung der Semperschen Drüsen konstatiert, die sich lediglich auf die Mundlappen beschränken. Auch für *Achatina* paßt die Abbildung der Semperschen Drüsen bei *Zebrina* (Abb. 19). Bei geringer Größe, die Sohlendrüsen nicht übertreffend, liegen sie einzeln im Bindegewebe und münden nebeneinander und in nur geringer Anzahl an der Oberfläche der Mundlappen über den gangliösen Tastplatten. Ihre Färbreaktion ist wie die der Sohlendrüsen.

***Cochlicopa lubrica.*** Die Semperschen Drüsen umgeben die Mundlappennerven und münden zu beiden Seiten der Ganglienplatten. Die Anzahl der Drüsen ist gering.

***Enidae.*** Bei der Besprechung der Hautdrüsen der Eniden haben wir festgestellt, daß die Sohlen- und Fußdrüsen kein echtes Mucin enthalten, da sie sich mit Hämatotoxilin und Hämalalaun schwach färben, ebenso mit Bismarckbraun. Denselben Inhalt weisen auch die Semperschen Drüsen auf. Sie sind bei allen drei Arten gleich schwach ausgebildet. Auf Abb. 19 sehen wir die Semperschen Drüsen von *Zebrina detrita*. Sie sind im Gewebe der Mundlappen eingebettet und münden seitlich. Dieselbe Anordnung weist auch *Ena montana*

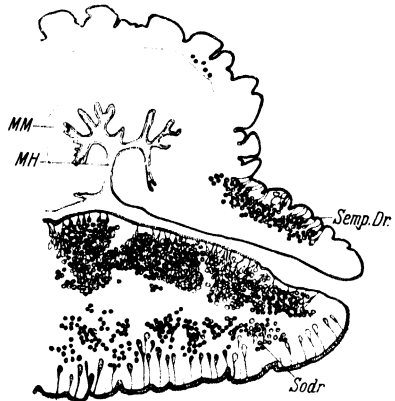


Abb. 19. Querschnitt durch die Hälfte der vorderen Partie des Kopfes (mit Sohle) von *Zebrina detrita*. Vergr. etwa 70fach. MM Mundmasse. MH Mundhöhle; Sodr Sohlendrüsen; SempDr Sempersche Drüsen.

auf. Bei *Ena obscura* sind die Drüsenbäuche frei in der Kopfhöhle und umgeben den Mundlappennerv, kurz bevor dieser die Ganglien aufweist. Dorsal hinter dem Kiefer münden vereinzelte Schleimdrüsen. Bei seiner anatomischen Bearbeitung der deutschen *Buliminus*-Arten konnte BECK (1912) die Semperschen Drüsen nicht ausfindig machen, weil er sie, MEISENHEIMER folgend, in der Mundhöhle suchte. Auf Abb. 19 sieht man deutlich, daß zwischen Semperschen Drüsen und Mundhöhle noch die Kopfhöhle dazwischen liegt.

***Vertiginidae.*** Wie bei den Eniden sind die Semperschen Drüsen von *Abida frumentum* und *Chondrina avenacea* nur auf die Mundlappen beschränkt. Sie weisen nichts besonderes auf und stellen wie bei den vorhergehenden Formen kleine Anhäufungen echter Schleimdrüsen dar.

***Clausiliidae.*** THIELE (1931) stellt die *Clausiliidae* zusammen mit *Cochlicopidae* und *Enidae* zu einem Stirps *Vertiginacea* zusammen. In

bezug auf die Semperschen Drüsen fallen die Clausiliiden infofern aus dem Rahmen der eben genannten Formen, als bei ihnen die Hauptmassen der Drüsen nicht auf die Mundlappen allein beschränkt sind, sondern zahlreich auf dem vorderen Teil des Kopfes ausmünden. Zu Komplexen vereinigt liegen die Drüsenbäuche unter dem Dach der Kopfhöhle zwischen den Fühlern, ragen tief in diese hinein und senden ihre schmalen Ausführgänge durch Gewebe und Epithel hindurch nach außen. In einer für alle von mir untersuchten Clausiliiden besonders charakteristischen Weise findet sich zwischen den dunkel sich färbenden Drüsen eine Fülle von Zellen, die der Form und der Lage des Kernes nach den echten Schleimdrüsen ähneln; wie jene spitzen sie sich in Richtung der Körperwand zu, dringen zum Teil in sie ein, aber ein weiterer Verlauf dieser durch die ganze Körperwand und bis zum Durchbruch durch das Epithel ließ sich nicht feststellen, zumal diese Zellen ganz acidophil sind und sich vom umgebenden Bindegewebe nicht abheben. Solche Drüsen hat ROTARIDES (1932) in der Nachbarschaft der Semperschen Drüsen von *Helix pomatia* gefunden und sie als nicht zu diesen gehörig betrachtet. Bei den Clausiliiden sind die hellen Drüsen so eng zwischen den dunkleren Schleimdrüsen gelagert, daß es schwer fällt, sie als nicht dazu gehörig zu deuten. Eher kann man vermuten, daß es sich bei ihnen um jüngere Ersatzzellen handelt. Andere Befunde, in denen solche helle Zellen nicht nur vereinzelt an der Grenze der inneren Körperwand liegen, sondern innerhalb des Hautmuskelschlauches zwischen den echten Schleimdrüsen des Semperschen Drüsenkomplexes, weisen auf: *Leucochroa*, *Levantina*, *Eobania* u. a. Auch unter den echten Schleimdrüsenkomplexen an der hinteren Mantelwulstwand, so z. B. bei den Eniden, bei *Rumina decollata*, finden sich ebenfalls solche schwach sich färbenden drüsig aussehenden Zellen, jedoch ohne Ausführgänge. Alle diese Fälle bestärken meine Annahme, daß diese kleinen Zellen als jüngere Ersatzzellen zu deuten sind.

**Ariophantidae.** Bei den kleinen Formen, so z. B. den Trochomorphen, sind die Semperschen Drüsen nicht sehr stark ausgebildet, wenn auch kleine Läppchen deutlich in den Seiten und im Kopfdach münden. Dagegen erreichen sie bei *Parmarion* und *Helicarion* eine sehr bedeutende Ausdehnung. Sie bilden bei beiden eine einheitliche Drüsenschicht, deren Ausführgänge zahlreich nach außen münden. Die Ausführgänge lassen sich sehr deutlich verfolgen. Auf Abb. 20 sehen wir die Semperschen Drüsen von *Parmarion pupillaris*. Dadurch, daß die Mundhöhle stark nach innen eingestülpt ist, ist die vordere Kopfwand (VOKW) mit

hineingezogen. Es sieht dann so aus, als ob die dorsal gelegenen Drüsen in das Innere des Körpers hineinmünden. In Wirklichkeit münden sie jedoch nach außen, so wie es auf den Abb. 21 und 22 bei *Levantina* und *Leucochroa* zu sehen ist. Bei *Parmarion* und *Helicarion* sind die Drüsenkörper auffällig groß, bedeutend größer als die Elemente der Fußdrüse bei diesen Tieren. Sie enthalten große chromatinreiche Kerne, ihr Sekret ist größtenteils wabig, in den Ausführungsgängen aber deutlich granuliert. Bei *Helicarion* nehmen die Semperschen Drüsen eine Sonderstellung ein, insofern sie nicht intensiv mit Hämatoxylin sich färben und im Gegensatz zu den echten Schleimdrüsen das Bismarckbraun annehmen. Dasselbe charakterisiert auch die Sohlendrüsen dieser Schnecken, nicht aber die Fußdrüse (s. o.).

**Bulimulidae.** Bei *Partula carteriensis* ist der größte Teil der Semperschen Drüsen in die Mundlappen eingebettet, wo sie außerordentlich zahlreich sind und zu beiden Seiten der gangliösen Tastplatten ausmünden. Eine kleinere Anzahl von Drüsen mündet dicht hinter dem Kiefer. Das Sekret dieser Drüsen ist wabig. In der Ausbildung der Semperschen Drüsen stellt sich also *Partula* mehr auf die Seite der erst von mir erwähnten Gruppen (s. o.).

**Pleurodontidae.** Bei allen von mir untersuchten Tieren münden die Semperschen Drüsen zahlreich in den Mundlappen und in der vorderen Kopfwand. Bei *Chloritis argillacea* und *Chloritis tenebrica* sowie auch *Papuina chancei* zerfallen sie in größere Lappen, die in die Kopfhöhle hineinragen. Bei *Amphidromus c. porcellanus* und *Amphidromus c. contrarius* bilden sie eine zusammenhängende gerade Schicht an der inneren Kopfwand. Die Drüsen ähneln ganz den echten Schleimdrüsen (in der Sohle und in der Fußdrüse).

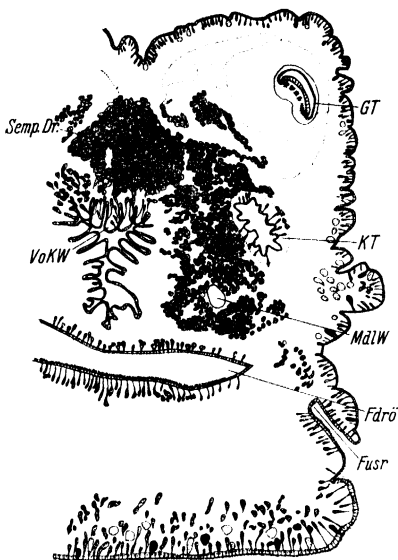


Abb. 20. Querschnitt durch die Hälfte der vorderen Partie des Kopfes von *Parmarion pupillaris*. Vergr. etwa 70fach. Die Mundhöhle ist leicht eingestülpt, ebenso die dorsale Hautpartie hinter dem Kiefer mitsamt den Drüsen, die sonst nach außen münden. SempDr Sempersche Drüsen; MdLW Mundlappennerv. KT kleiner Tentakel; GT großer Tentakel; Fdrö Fußdrüsenöffnung; VoKW vordere Kopfwand; Fusr Fußsaumrinne.



**Fruticicolinae.** Bei *Bradybaena similis* waren die Semperschen Drüsen relativ reichlicher ausgebildet als bei *Fruticicola fruticum*. Während sie bei der letzten in mehrere Lappen und Gruppen von Drüsen zerfallen, bilden sie bei *Bradybaena* eine zusammenhängende Schicht, die die ganze Wandung der Kopfhöhle bis zu den großen Fühlern ausbettet. Die Ausführungsgänge sind sehr fein.

**Helicidae.** Unter den verschiedenen Heliciden fiel mir der Reichtum der Semperschen Drüsen bei *Levantina hierosolyma* ganz besonders

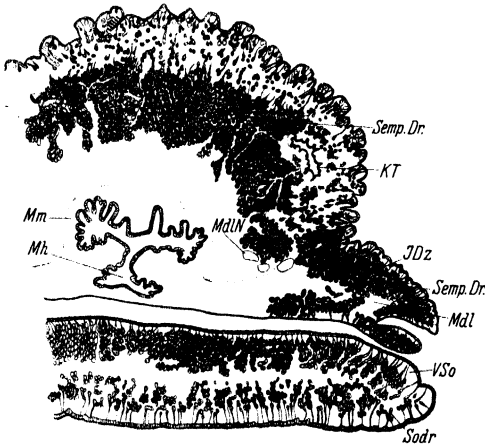


Abb. 21. Querschnitt durch die Hälfte der vorderen Partie des Kopfes von *Levantina hierosolyma*. Vergr. etwa 35fach. Mm Mundmasse; Mh Mundhöhle; Mdl Mundlappen; MdlN Mundlappennerv; KT kleiner Tentakel; SempDr Sempersche Drüsen; VSo vordere Partie der Sohle; Sodr Sohlendrüsen.

auf. Abb. 21 veranschaulicht uns, in welcher enormen Dichte die Semperschen Drüsen in die Kopfhöhle hineinragen sowie auch die Mundlappen ausfüllen. Da die Ausführungsgänge stark gewunden sind, was durch die andauernde Aus- und Einstülpung bedingt ist, lassen sich vollständige Ausführungsgänge nur an Serienschnitten verfolgen oder an Stellen, wo die Drüsen dann dem Epithel anliegen. Nicht bei allen Levantinen erreichte dieser Komplex diese Fülle und dieses Hineinragen in die Körperhöhle, dennoch

soll damit gezeigt werden, welche Ausmaße die Semperschen Drüsen mitunter annehmen können. Die Semperschen Drüsen der Levantinen werden von zahlreichen, ganz schwach basophil sich färbenden Zellen begleitet, die in der Form ihnen sehr ähnlich sind, aber keine sichtbaren Ausführungsgänge aufweisen. Der Kern dieser Zellen ist groß und zentral gelegen. Der Inhalt ist vacuolisiert. Sie sind in der Körperwand der Kopfreion eingestreut, besonders häufig in den Hautrunzeln und in den Mundlappen zwischen den Ausführungsgängen der Semperschen Drüsen. Bei den Clausiliiden haben wir ähnliche Zellen zwischen den Semperschen Drüsenmassen an der inneren Grenze der Kopf wand angetroffen. Das Auftreten solcher Zellen ist individuell stark verschieden. Das spricht auch dafür, daß es sich nur um ein jeweiliges Entwicklungsstadium handelt, welches diese Zellen gerade darstellen, und daß sie

vermutlich zu Schleimdrüsen werden. Bemerkenswert ist es, daß ich diese jungen Ersatzzellen vorwiegend bei den trocken lebenden Heliciden angetroffen habe, wie z. B. *Eobania vermiculata*, *Eremina desertorum*, *Helicella obvia* und *Leucochroa candidissima*. Bei letzteren waren sie ganz besonders häufig vertreten, oft mit deutlich sichtbaren Ausführungsgängen gegen das Epithel hin. Man kann annehmen, daß die Semperschen Drüsen bei diesen Formen stärker beansprucht werden als bei den Feuchtigkeit liebenden, und infolgedessen bei ihnen ein stärkeres Bedürfnis für Ersatzzellen vorliegt. Ähnlich wie bei *Levantina* ist die Lagerung der Semperschen Drüsen bei all den eben erwähnten Heliciden.

Bei *Sphincterochela* (*Leucochroa*) *candidissima* (Abb. 22) sind die Drüsen sehr zahlreich, aber nicht so lang wie bei *Levantina*, daher sind sie größtenteils in der Körperwand eingebettet. Sie sind in den Mundlappen, in den Seiten des Kopfes und dorsal überall gleichmäßig verteilt. In den beiden Tentakelpaaren sind die Drüsen auch häufig vorhanden. Bei den kleinen Helicellen weisen die Semperschen Drüsen dieselbe Verteilung auf. Sie bilden je kleine Gruppen von Drüsen, die ihre Ausführungsgänge dicht beieinander durch die Muskulatur hindurchschicken. Weniger zahlreich fand ich sie bei *Theba syriaca* und *Theba carthusiana*, ebenso bei einigen hygrophilen kleinen Formen, wie *Trichia hispida*, *Perforatella bidens* und *Monacha incarnata*.

Wie die Semperschen Drüsen bei der Kontraktion verlagert werden, soll an *Eremina desertorum* (Abb. 23) gezeigt werden. Die vordere Partie des Kopfes ist leicht eingestülpt. Mundhöhle, Kiefer, Pharynx sind nach innen verschoben und auf dem Querschnitt nicht zu sehen. Die Mundlappen geraten nach innen. Das Epithel des Kopfdaches mit den Semperschen Drüsen ist infolge von Kontraktion nach unten orientiert.

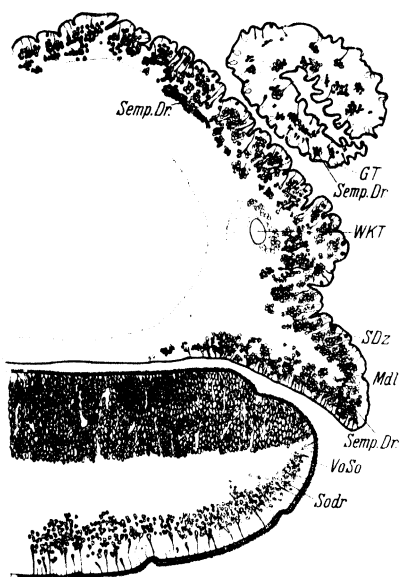


Abb. 22. Querschnitt durch die Hälfte der vorderen Partie des Kopfes von *Sphincterochela* (*Leucochroa*) *candidissima*. Vergr. etwa 50fach. Mdl Mundlappen; SempDr Sempersche Drüsen; GT großer Tentakel; WKT Nerv des kleinen Tentakels; SDz junge Sohlendrüsen; VoSo vordere Partie der Sohle.

**Basommatophora.** Bei diesen Tieren ist eine den Semperschen Drüsen der Landpulmonaten homologe Anhäufung nicht schwer

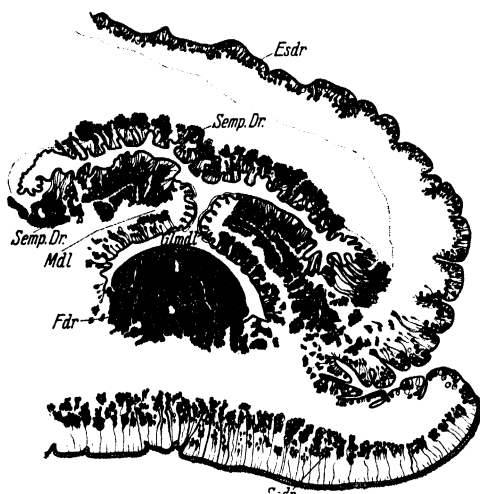


Abb. 23. Querschnitt durch die Hälfte der vorderen Partie des Kopfes von *Eremina desertorum*. Vergr. etwa 45fach. Die Mundhöhle und Mundlappen sind eingestülpt und stark nach innen verlagert. *Mdl* Mundlappen; *GLMdl* Ganglion des Mundlappens; *SempDr* Sempersche Drüsen; *Esdr* echte Schleimdrüsen; *SoDr* Sohlendrüsen; *Fdr* Fußdrüse (vorderste Partie).

den lappenartigen Vorderrand des Kopfes. In derselben Weise ausgebildet sind die Semperschen Drüsen von *Limnaea succinea*, ebenso

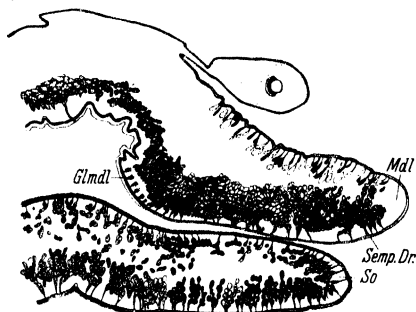


Abb. 24. Querschnitt durch die vorderste Partie des Kopfes von *Limnaea stagnalis*. Vergr. etwa 90fach. *Mdl* Mundlappen; *GLMdl* Ganglion des Mundlappens; *SempDr* Sempersche Drüsen; *So* Sohle.

entwickelt als bei den Süßwasserpulmonaten und tingieren heller als die Sohlendrüsen.

ausfindig zu machen. Schnitte durch die Kopfregion zeigen uns, daß die Mundlappen erfüllt sind von echten Schleimdrüsen, die neben den gangliösen Tastplatten ausmünden. Die Drüsen lagern äußerst dicht beisammen und lassen nur wenig Raum für Muskelfasern und Bindegewebe übrig. Bei Abb. 24 sehen wir die Semperschen Drüsen (*Semp.Dr.*) von *Limnaea stagnalis*, wie sie lediglich auf die Mundlappen beschränkt sind. Letztere bilden bei den Basommatophoren

*Planorbis* und *Isidora* (Ph.) *ovalina*. HAECKEL (1911) hat bei *Chilina tenuis* einen Drüsenkomplex auf der Ventralseite der Lippentaster beschrieben. HOFFMANN (1925) ging in der Tat nicht fehl, wenn er diesen Komplex von *Chilina* als gleichwertig mit den Semperschen Drüsen der Pulmonaten betrachtete. Bei *Pythia scarabaeus* sind die Semperschen Drüsen noch geringer

### C. Die Drüsen des Mantelrandes.

Der Mantelrand ist die Hautduplikatur, die bei der kriechenden Gehäuseschnecke die Mündung des Gehäuses umfaßt und dabei einen großen Teil des Fußrückens bedeckt. Zieht sich die Schnecke in das Gehäuse zurück, so wird dieser Mantelrand, der meist wulstig verdickt ist (daher der Name Mantelwulst), vorgezogen. Er breitet sich dann aus und schließt das Tier von der Außenwelt ganz ab. Schon seit langem bekannt ist seine Fähigkeit, einen häutigen bzw. kalkigen Deckel abzuschneiden, der den Abschluß von der Außenwelt noch vervollständigt. Bei den Nacktschnecken, zum Teil auch bei den Halbnacktschnecken breitet sich der ganze Mantel flächenhaft über den Rücken der Schnecke aus und bietet so einen Schutz insbesondere vor dem Austrocknen.

Wie ist nun die besondere histologische Beschaffenheit des Mantelwulstes bzw. Mantels, die es ihm ermöglicht, sich ungünstigen Bedingungen in weitem Maße auszusetzen? Welche histologischen Differenzierungen haben hier stattgefunden, die einer verschiedenen Inanspruchnahme des Mantelwulstes entsprechen? Vom ökologischen Gesichtspunkt sind diese Probleme von besonderer Bedeutung, und doch ist bis jetzt zur Lösung dieser Fragen nur wenig getan worden. Eine vergleichende systematische Untersuchung dieses überaus wichtigen Körperteils liegt nicht vor.

Daß der Mantelwulst besonders drüsenreich ist, und daß es Drüsen sind, die den Deckel abschneiden, ist schon seit langem bekannt [BARKOW (1846), KEFERSTEIN (1862), LEYDIG (1876) u. a.]. Eine genaue Beschreibung der Drüsen am Mantelwulst ist bis jetzt nur an sehr wenigen Tieren vorgenommen worden, am gründlichsten wohl an *Helix pomatia*. Durch gewissermaßen zufällige Ergebnisse wurden dann aber einige spezielle Drüsenkomplexe am Mantelrand bekannt, die aus dem Rahmen der anderen Drüsen des Mantelwulstes herausfielen. So beschrieb PELSENER (1894) eine Manteldrüse, die er bei *Auricula myosotis* gefunden hat, P. HESSE (1911) und MATTHES (1914) eine Mantelranddrüse, die sie bei der Gattung *Archelix* entdeckt haben, WILLE (1915) eine Manteldrüse bei *Rumina decollata*, SICARD (1874) und NALEPA (1883) einen besonderen Schleimbeutel bei *Zonites algirus*, STREBEL (1873—1882) einen Schleimsack bei *Glandina streptostyla* und *Strebelia* und PLATE (1893) bei *Daudebardia rufa* und *Daudebardia saulcyi*. Ferner sind durch BECK (1912) und ECKARDT (1914) »Nackendrüsen« am Mantelwulst der Eniden, Vitriniden und Limaciden bekannt geworden, durch ECKARDT und ROTARIDES (1927) auch eine Spiraculumdrüse bei Vitriniden und Limaciden. WATSON (1929) und WÄCHTLER (1929) haben neuerdings eine Kloaken-drüse (anal gland) bei *Caecilioides acicula* und bei zwei Arten der Gattung *Ferrussacia* gefunden und beschrieben.

Wie man sieht, handelt es sich um Drüsenkomplexe bei systematisch und ökologisch ganz verschiedenen Gruppen. Sowohl HOFFMANN

(1925) als auch WÄCHTLER (1929) haben nun den Versuch gemacht, diese verschiedenen Komplexe miteinander zu vergleichen und zu homologisieren. Aber nach Beschreibungen, die histologisch und anatomisch nicht immer genügen, und wie gesagt mehr zufällige Ergebnisse sind, konnte dieser Versuch nicht ganz gelingen. Wie unten gezeigt werden soll, haben erst meine systematischen Untersuchungen am Mantelwulst einer viel größeren Anzahl von Schnecken einen klaren Überblick über die Mantelwulstbildungen dieser Tiere gewährt und einen Vergleich dieser Komplexe ermöglicht.

Um die Lagebeziehungen der verschiedenen Drüsenanhäufungen am Mantelwulst besser zu verstehen, müssen wir die äußere morphologische Differenzierung des Mantelwulstes kurz besprechen.

Der Mantelwulst verwächst ventral mit dem Fußrücken, wodurch eine kreisförmige Nackenlinie entsteht. Der Mantelwulst der meisten Gehäuseschnecken ist ungleichmäßig verdickt. Nach hinten, wo der Rand des Gehäuses dem Rücken dicht anliegt, ist er gering ausgebildet. Die größte Ausdehnung erfährt er vorn, wodurch der Mantelwulst sich stark vorwölbt und einen großen Teil des Fußrückens bedeckt. An einer Stelle wird er unterbrochen durch das rundliche Atemloch, das in den Atemgang und weiter in die Lungenhöhle führt. Bei den rechtsgewundenen Schnecken befindet sich das Atemloch auf der rechten Seite, bei den linksgewundenen auf der linken Seite. Das Epithel des Atemganges ist charakterisiert durch den Besitz von Flimmern.

Wir unterscheiden am Mantelwulst eine ventrale Seite, die dem Fußrücken anliegt, von ROTH (1929) als »hintere« Mantelwulstwand bezeichnet (nach meinem Dafürhalten besser »untere« Mantelwulstwand), und eine vordere Mantelwulstwand, die sich bis zur Mantelrinne hinzieht. Die Grenze zwischen beiden ist meist durch eine scharfe Kante gekennzeichnet, manchmal geht aber auch die eine ohne sichtbare Grenze in die andere über. Daß diese beiden Wände sich histologisch wesentlich unterscheiden, wird noch weiter gezeigt werden. Am Mantel der Nacktschnecken unterscheiden wir eine obere und eine untere Wand, letztere ist dem Körper zugewendet.

### Eigene Untersuchungen.

#### *Prosobranchia.*

Bei allen vier von mir untersuchten Landprosobranchiern: *Cyclophorus perdis*, *Cochlostoma perseianum* und *Cochlostoma septemspirale* sowie *Pomatias elegans* ist der Mantelwulst sehr wenig drüsig differenziert, d. h. es sind nur vereinzelte Drüsen an ihm zu sehen.

**Pulmonata.****1. Basommatophora.**

Der Mantelwulst der Basommatophoren ist im Vergleich zu dem der Prosobranchier als drüsenreich zu verzeichnen. Ein Unterschied zwischen einer oberen und einer unteren Mantelwand ist nicht zu bemerken. Bei *Planorbis planorbis* sind die Drüsen relativ am besten ausgebildet. Es treten alle vier Drüsenarten auf. Mantel- und Eiweißdrüsen sind die häufigsten, echte Schleimdrüsen in geringerer Zahl und die Kalkdrüsen sind nur vereinzelt. Bei *Isidora* (Ph.) *ovalina* sind die Manteldrüsen recht dicht beieinander, die anderen Drüsenarten treten ganz zurück. Bei *Limnaea stagnalis* und *Limnaea succinea* ist der Mantelwulst etwa so drüsenreich wie die Körperseiten. Bei *Pythia scarabaeus* sind Mantel- und Eiweißdrüsen (170  $\mu$  lang) in geringer Anzahl vorhanden. Dagegen überrascht uns bei dieser Schnecke ein Drüsenbeutel (*DrB*) am Mantelwulst, der von einer versteckten Stelle aus sein Sekret absondert (Abb. 25). Dieser Drüsenbeutel stülpt sich von der linken Seite des Mantelwulstes in die Lungenhöhle hinein. Sein Ausführgang mündet auf der unteren Seite des Mantelwulstes, ganz dicht an der Verwachsungslinie von Mantelwulst und Rücken. Die Schale von *Pythia scarabaeus* ist leicht zusammengedrückt, vielleicht ist deshalb auch der Drüsenbeutel stark abgeplattet. Er ist über 1 cm lang, 2—4 mm breit und an seinem freien Endteil leicht spiralig gewunden. In diesem Drüsen Schlauch verläuft ein Gang, um den die einzelligen Drüsen gruppiert sind. Die Wandung dieses Ganges (mit Ausnahme des Teiles, der sich im Mantelwulst befindet) ist stark gefaltet. Im Querschnitt durch den Drüsenbeutel sieht der Gang sternförmig aus. Abb. 26 zeigt uns einen Schnitt durch eine Falte (*F*) und gibt uns eine Vorstellung von der Häufigkeit und Verteilung beider Drüsenarten, der Mantel- (*Md*) und der Eiweißdrüsen (*Ed*), die unregelmäßig verteilt sind. Die Manteldrüsen färben sich intensiv mit allen von mir verwendeten basischen Farbstoffen. Die Eiweißdrüsen färben sich mit Eosin leuchtend rosa, mit Lichtgrün leuchtend grün. Sie weisen eine homogene Struktur auf; es fehlen also die mannigfaltigen Sekretstadien, wie wir sie bei den Eiweißdrüsen anderer Formen finden. Die Drüsenkerne sind sehr



Abb. 25. Schema zur Veranschaulichung des Drüsenbeutels (*DrB*) von *Pythia scarabaeus*. Natürliche Größe.



Abb. 26. Falte aus einem Querschnitt durch den Drüsenbeutel von *Pythia scarabaeus*. Vergr. etwa 100fach. *F* Falte; *Md* Manteldrüsen; *Ed* Eiweißdrüsen; *As* Außen-seite des Drüsenbeutels.

klein, abgeplattet und der Zellwandung angedrückt. Beide Drüsenarten dieses Drüsenbeutels sind als besonders groß zu verzeichnen (300  $\mu$  lang). Ihrer Form nach weichen sie von den betreffenden Drüsen bei den Pulmonaten stark ab. Sie sind hier nicht flaschenförmig, sondern meist länglich oval, gegen ihre Mündung hin ganz leicht zugespitzt. Das Epithel, das den Gang auskleidet, ist äußerst fein und sieht aus wie ein zartes Bindegewebshäutchen, durch welches die Drüsenspitzen in den Gang hineinragen. Der Gang ist ganz erfüllt von beiden Sekretarten, und die Sekretion dürfte demnach eine überaus intensive sein.

Eine ähnliche Manteldrüse hat PELSENER (1894) bei *Auricula (Alexia) myosotis* gefunden. Er bezeichnet sie als »une grosse glande muqueuse palléale, ovoïde ... mais qui est sans communication avec la cavité palléale«. Auch sie eröffnet sich vorne auf der linken unteren Seite des Mantelwulstes. Aus den Abbildungen geht hervor, daß diese Manteldrüse auch stark ausgebildet ist, und daß die Wandung des Ganges von innen gefaltet ist. Auf die histologische Beschaffenheit der Drüsen ist PELSENER nicht näher eingegangen.

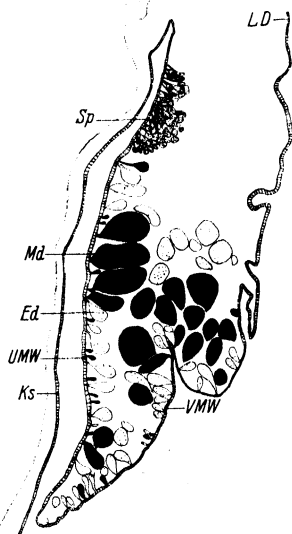


Abb. 27. Querschnitt durch die Mantelwulstregion (zwischen vorderer Mitte und Atemöffnung) von *Succinea putris*. Vergr. etwa 120fach. LD Lungendaeh; VMW Vordere Wand des Mantelwulstes; Md Manteldrüsen; Ed Eiweißdrüsen; UMW Untere Wand des Mantelwulstes; Ks Körperseite; Sp Spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen.

## 2. Stylommatophora.

**Succineidae.** Auf Abb. 27 sehen wir einen Schnitt durch den mittleren (»vorderen«) Abschnitt des Mantelwulstes von *Succinea putris*. Die obere (vordere) Mantelwand (VMW) ist von der unteren (UMW) durch eine deutliche spitze Kante getrennt. An der vorderen Mantelwand treten plumpe Manteldrüsen (Md) auf, die die Drüsen der Körperseiten an Größe etwas übertreffen, dazu Eiweißdrüsen und echte Schleimdrüsen. Kalkdrüsen sind nicht vorhanden. Die untere Mantelwand weist dieselbe Differenzierung auf, bis auf einen Teil dieser Wand in der Nähe der Nackenlinie. Hier sehen wir einen geschlossenen Komplex von Drüsen, die den echten Schleimdrüsen am nächsten kommen. Die kleinen Drüsenbäuche sind leicht aufgetrieben, in der Mitte liegt der große chromatinreiche Kern, das Sekret weist

eine körnige Struktur auf. In den feinen, scharf abgesetzten Ausführungen färbt sich das reife Sekret bedeutend intensiver. Die Drüsen sind

etwa  $240\ \mu$  lang und liegen dicht beieinander. Diese Drüsenzzone erstreckt sich nicht rings um den ganzen Mantelwulst wie die anderen Drüsenarten, sondern ist nur auf die vordere Hälfte des Mantelwulstes beschränkt. Auf der rechten Seite hört sie vor der Atemöffnung auf, auf der linken Seite ungefähr ihr gegenüber. Abb. 28 zeigt einen Schnitt durch den vorderen Teil des Mantelwulstes von *Succinea putris*, und zwar ist der Schnitt dicht vor der Nackenlinie geführt, wodurch dieser Komplex echter Schleimdrüsen in seiner ganzen Ausdehnung deutlich zu sehen ist. Von der vorderen Mitte erstreckt sich er symmetrisch nach beiden



Abb. 28. Querschnitt durch Fuß und vordere Mantelwulstregion von *Succinea putris* (nur Fußrücken ist zu sehen). Sublimat. Hämatoxylin Delaf. Eosin. Vergr. etwa 35fach. In der Mitte der Unterseite des Mantelwulstes spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen, zu beiden Seiten dunkel gefärbte Manteldrüsen, hellere Eiweißdrüsen. Die untere Mantelwand geht über eine scharfe Kante seitlich in die vordere über und diese über die Mantelrinne und Drüsenpolster in das dorsa gelegene Lungendach.

Seiten hin. Der Mantelwulst von *Succinea oblonga* und *Succinea simplex* stimmt mit dem von *Succinea putris* ganz überein. Die spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen weist bei beiden dieselbe Ausdehnung auf.

**Cochlicopidae.** Das Drüsenbild des Mantelwulstes von *Cochlicopa lubrica* ist sehr mannigfaltig. Die vordere Mantelwand ist gering entwickelt und enthält nur wenige kleine Drüsen. Dagegen ist die untere, dem Rücken zugewendete Wand außerordentlich drüsenreich. Hier fallen Mantel- und Eiweißdrüsen durch ihre besondere Größe auf (relativ zur winzigen Größe des Tieres): sie nehmen beinahe die ganze Höhe des Mantelwulstes ein ( $330\ \mu$  lang). Die Manteldrüsen sind besonders zahlreich. Die Verteilung der Drüsen an der unteren Mantelwand ist von besonderem Interesse. Dicht an der Nackenlinie, dort, wo bei den Succineiden die spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen vorhanden ist, finden sich bei *Cochlicopa* zahlreiche Eiweißdrüsen. Diese



dehnen sich aber nicht symmetrisch nach beiden Seiten hinaus, sondern einseitig, und zwar von der vorderen Mitte bis zur Atemöffnung hin. Durch eine kleine Nackenfalte (eine Lappenbildung an der unteren Mantelwand) wird die sezernierende Fläche, die vorwiegend Eiweißdrüsen enthält, vergrößert. Diese Eiweißdrüsen sind so zahlreich, daß sie sich in die Lungenhöhle ein wenig hineinstülpen (genau dieselbe Erscheinung treffen wir am Mantelwulst der Eniden, Abb. 29). Hinter dieser Eiweißdrüsenzzone tritt ein Haufen kleiner Drüsen auf mit großen zentralen Kernen und ganz feinen Ausführgängen. Auch sie erstrecken sich von der Mitte der Mantelwulstwand nach rechts. Sie stellen zweifellos ein Homologon der echten Schleimdrüsenanhäufung bei den Succineiden dar. Allerdings färben sie sich nicht so intensiv wie die echten Schleimdrüsen. Der Rest der unteren Mantelwand wird von Mantel- und Eiweißdrüsen ausgefüllt.

**Vertiginidae.** Der Mantelwulst von *Abida frumentum* und *Chondrina avenacea* ist im Verhältnis zu den Fußseiten sehr drüsenreich, wenn auch lange nicht so drüsenreich wie der Mantelwulst von *Cochlicopa*. Hier sind die Eiweißdrüsen bedeutend zahlreicher als die Manteldrüsen. An der vorderen (oberen) Mantelwand sind einige Kalkdrüsen zu sehen. An der unteren Mantelwulstwand dieser beiden kleinen Schnecken finden wir wiederum die spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen, die auch hier von der vorderen Mitte der Wand bis zur Atemöffnung hin sich erstreckt. Auch bei diesen Tieren befindet sich diese Drüsenanhäufung nach innen zu in der Nähe der Nackenlinie. Die schmalen Drüsen sind bedeutend länger als die der Sohle und weisen eine deutliche körnige Struktur auf.

**Enidae.** Betrachten wir Abb. 29, die einen Schnitt durch den Mantelwulst von *Zebrina detrita* darstellt. Die vordere Mantelwand ist gut ausgebildet. Es treten hier Mantel- und in noch größerer Zahl Eiweiß- und Kalkdrüsen auf. Besonders interessant ist die untere Mantelwand. An der Nackenlinie sehen wir eine Nackenfalte, die wie bei *Cochlicopa lubrica* auf der Unterseite des Mantelwulstes von der vorderen Mitte nach rechts bis zur Atemöffnung zieht. In dieser Nackenfalte und insbesondere in der Partie der unteren Mantelwand darüber befinden sich zahlreiche und große Eiweißdrüsen, die sich stark in die Lungenhöhle hineinstülpen. Die Drüsen, die weiter hinten liegen, sind stark entleert, die anderen sind mit acidophilem Sekret erfüllt. Die Kerne, die basal gelagert sind, sind zuweilen außerordentlich groß und chromatinreich. Unter diesen Eiweißdrüsen sind auch Kalkdrüsen in geringerer Anzahl vorhanden. Diese Anhäufung von Eiweißdrüsen

ist es, die BECK (1912) bei seiner Untersuchung der Eniden beobachtete, und die er als »Nackendrüse« näher beschrieb.

Gleich hinter dieser Eiweißdrüsenregion (s. Abb. 29) tritt ein Komplex echter Schleimdrüsen auf. Diese Anhäufung beginnt vorne in der Medianlinie und erstreckt sich nach rechts zur Atemöffnung hin — also wie bei den anderen besprochenen Schnecken. Die echten Schleimdrüsen dieser Anhäufungen sind bedeutend länger als die Sohlendrüsen ( $700\ \mu$  lang) und stehen recht dicht beisammen.

Einzelne Mantel- und Eiweißdrüsen treten dazwischen auf. In bezug auf ihren Inhalt beanspruchen sie dieselbe Sonderstellung wie die Sohlendrüsen und die Semperschen Drüsen. Mit Hämatoxylin Delaf. färben sie sich nicht sehr intensiv und nur leicht mit Bismarckbraun. Charakteristisch für diese echten Schleimdrüsen des Mantelwulstes ist, daß sie von kleinen jungen Ersatzdrüsenzellen begleitet werden, die einen großen zentralen Kern führen und sich schwach

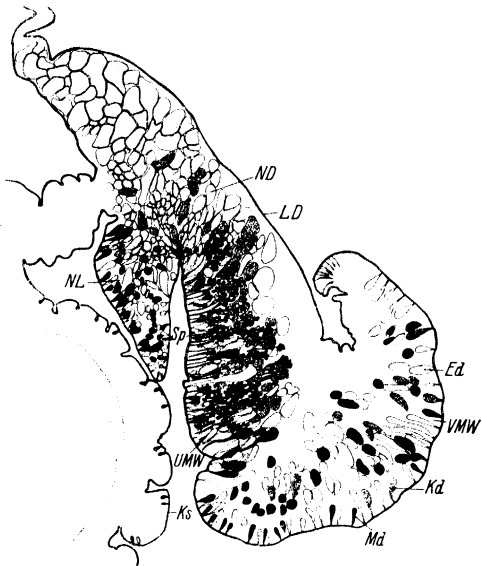


Abb. 29. Querschnitt durch Mantelwulstregion (zwischen vorderer Mitte und Atemöffnung) von *Zebina detrita*. Vergr. etwa 50fach. LD Lungendach; VMW vordere Mantelwulstwand; Md Manteldrüsen; Ed und ND Eiweißdrüsen; Kd Kalkdrüsen; UMW untere Mantelwulstwand; Sp spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen; NL Nackentappen; Ks Körperseite.

acidophil oder auch basophil färben und keine sichtbaren Ausführungsgänge aufweisen. Der Rest der unteren Mantelwand ist von Mantel- und Eiweißdrüsen erfüllt. Denselben histologischen Bau des Mantelwulstes weisen auch *Ena montana* und *Ena obscura* auf. Die Eiweißdrüsen sind bei beiden etwas geringer ausgebildet, die echten Schleimdrüsen der Größe entsprechend kürzer, ebenso scheinen reife Kalkdrüsen zu fehlen.

**Clausiliidae.** Bei allen Clausiliiden, die ich untersucht habe, sind die Drüsenverhältnisse am Mantelwulst ungefähr dieselben. Einen besonderen Drüsenreichtum weist der Mantelwulst nicht auf. Die Eiweißdrüsen übertreffen an Zahl und Größe die Manteldrüsen. Reife Kalkdrüsen ließen sich nicht nachweisen. Die vordere Mantelwand ist ver-

hältnismäßig gering ausgebildet. An der unteren Mantelwand tritt bei sämtlichen Clausiliiden eine Anhäufung echter Schleimdrüsen auf, die dieselbe Ausdehnung aufweist wie bei den vorher besprochenen Gattungen: Von der vorderen Mitte der unteren Mantelwand bis zur Atemöffnung hin, bei den rechts gewundenen nach der rechten Seite hin, bei den linksgewundenen nach der linken Seite. Die echten Schleimdrüsen treten bei den Clausiliiden sehr dicht beieinander auf, so daß

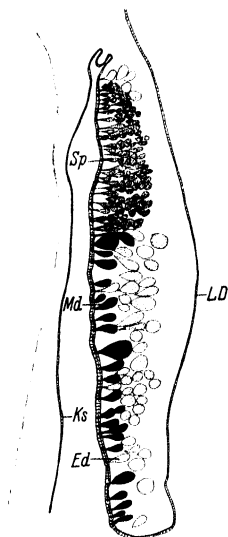


Abb. 30. Querschnitt durch die Mantelwulst-region von *Clausilia cana* (zwischen vorderer Mitte und Atemöffnung). Vergr. etwa 160fach. LD Lungendach; Md Manteldrüsen; Ed Eiweißdrüsen; Sp spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen; Ks Körperseite.

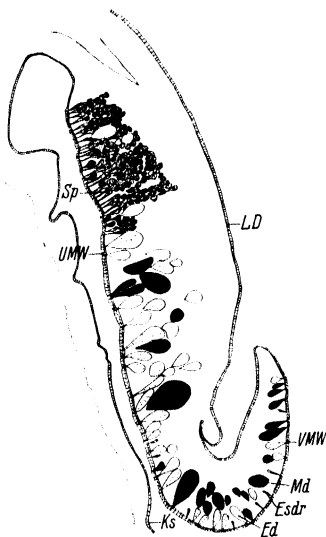


Abb. 31. Querschnitt durch die Mantelwulst-region (zwischen vorderer Mitte und Atemöffnung) von *Ferussacia algerica*. Vergr. etwa 120fach. LD Lungendach; VMW vordere Mantelwulstwand; UMW untere Mantelwulstwand; Md Manteldrüsen; Ed Eiweißdrüsen; Esdr echte Schleimdrüsen; Sp spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen; Ks Körperseite.

das Drüsenfeld ganz geschlossen erscheint. Abb. 30 gibt uns eine Vorstellung von der Ausdehnung dieses Drüsenfeldes und von der histologischen Differenzierung im allgemeinen bei *Clausilia cana*. Diese Sekretion muß eine intensive sein, denn meist liegt davor eine große Masse von abgeschiedenem Schleim, der infolge Verquellung stark fädig ausgezogen ist. Das Sekret der Drüsen ( $170\ \mu$  lang) ist wabig oder granuliert.

**Ferussaciidae.** Abb. 31 zeigt uns einen Schnitt durch die rechte Seite des Mantelwulstes von *Ferussacia algerica*. Die vordere Mantelwulstwand ist besser ausgebildet als bei den Clausiliiden. Sie enthält Mantel- und Eiweißdrüsen sowie kleine intensiv sich färbende Drüsen

vom Typ der echten Schleimdrüsen. An der unteren Mantelwulstwand sind zahlreichere und größere Mantel- und Eiweißdrüsen vorhanden. An der inneren Partie dieser Wand finden wir auch hier die spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen, die sich auch von der Mitte des Mantelwulstes zur Atemöffnung hin erstreckt. Die schmalen schlanken Drüsen liegen dicht beieinander und erstrecken sich etwa  $280\ \mu$  in das Gewebe. Ihr zentral gelegener Kern, der kleine runde Drüsenbauch und die abgesetzten feinen Ausführgänge berechtigen uns, sie zu den echten Schleimdrüsen zu stellen. Ihre Farbreaktion ist aber nicht wie die der Sohlen- und Fußdrüsen der betreffenden Schnecken, sondern erinnert vielmehr an die der Eniden. Mit Hämalaun und Hämatoxylin färben sie sich nur heller, mit Bismarckbraun hellbraun. So stellen sie hiermit eine Modifikation der echten Schleimdrüsen dar, wie ich auch die der Eniden als solche betrachte.

Noch weiter rechts hinter der Atemöffnung ist bei *Ferussacia algerica* in der zipfelartig ausgezogenen Partie des Mantelwulstes, die in dem von Außen- und Innenrand gebildeten spitzen Winkel der Mündung liegt, ein ganz besonderer Drüsenkomplex eingeschlossen (Abb. 32). Es handelt sich um eine im



Abb. 32. Schema zur Veranschaulichung des Manteldrüsenkomplexes (MDK) im Mantelwulst von *Ferussacia algerica*.

Verhältnis zur geringen Größe des Tieres enorme Anhäufung von großen Manteldrüsen, die ganz dicht beieinander liegen. Bindegewebe und Muskelfasern dringen dazwischen nicht ein. Sie färben sich mit den von mir angewandten basischen Farbstoffen wie die anderen Manteldrüsen, die sonst im Mantelwulst und in den Körperseiten auftreten, übertreffen sie aber bedeutend an Länge und Breite. Die Kerne sind sehr klein und basal gelegen. Der größte Teil der Drüse liegt frei hinter und über dem Atemgang, hinter der Mündungsstelle von Enddarm und Ureter. Der Rest ist in der rechten Ecke des Mantelwulstes hinter der Atemöffnung eingebettet, wodurch der ganze Drüsenkomplex eine hornförmige Gestalt annimmt. Die Drüsen ergießen ihr Sekret in einen schlitzartigen Gang hinter dem Atemgang. Während letzterer einen hohen Wimpersaum trägt, ist das Epithel des Ausführganges dieses Drüsenbeutels einfach. Zwischen den ausmündenden Manteldrüsen sind wenige Eiweißdrüsen zu sehen.

Einen ganz ähnlichen Drüsenkomplex haben WATSON (1929) bei *Ferussacia oranensis* und *Ferussacia folliculus* sowie auch bei *Caecilioides acicula*, bei der letzten auch WÄCHTLER (1929), nachgewiesen. WATSON bezeichnet diese Drüsenanhäufung als »anal gland«. Er beschreibt drei verschiedene Ausführgänge: einen in dem Atemgang neben der Mündung des Enddarms, einen zweiten kleineren dicht daneben »practically within the end of the rectum« und einen dritten in

einem Schlitz über und hinter der Atemöffnung. WÄCHTLER nennt diese Drüsenanhäufung Kloakendrüse, da sie den oberen Teil der Kloakenhöhle umgibt und in diese münden soll. Als Kloake bezeichnet er den Atemgang, da Enddarm und Ureter in diesen einmünden. Ich konnte nun aber weder drei verschiedene Ausführungsgänge feststellen, wie sie WATSON beschrieben hat, noch konnte ich den Befund WÄCHTLERS bestätigen, daß die Drüsen in den Atemgang münden. Die Abbildung von der Kloakenregion, die WÄCHTLER auf S. 407 bringt und welche die Kloakendrüse histologisch veranschaulichen soll, stellt nach meinem Dafürhalten nur den Atemgang mitsamt den Drüsen, die in ihn münden, dar. Die Anhäufung der Manteldrüsen liegt etwas weiter hinten. Ebenso stark drüsig ist der Atemgang von *Ferussacia algeria*. Er enthält Eiweiß- und Kalkdrüsen sowie auch einzelne Manteldrüsen. Die Kalkdrüsen sind nicht ohne weiteres mit denen vom Mantelwulst von *Helix pomatia* vergleichbar. Sie sind bedeutend kleiner, runderlicher und enthalten große und stark beschädigte Kerne. Ich finde beide Bezeichnungen »anal gland« (die besonders irreführend ist, da es sich sicherlich nicht um eine Ausstülpung des Enddarms handelt) und »Kloakendrüse« nicht angemessen und will deshalb vorläufig nur vom Manteldrüsenkomplex bei den Gattungen *Ferussacia* und *Caecilioides* sprechen. Es handelt sich jedenfalls um eine besondere drüsige Differenzierung des Mantelwulstes rechts hinter der Atemöffnung, die sich infolge starker Ausdehnung weit nach innen hineingestülpt hat, bis über den Atemgang und bis zur Mündungsstelle vom Enddarm in den Atemgang.

**Subulinidae.** Der Mantelwulst von *Rumina decollata* ist sehr drüsenreich. Die vordere Mantelwand ist zwar nur gering ausgebildet und enthält alle vier Drüsenarten in nur geringer Anzahl, doch sind intensiv alle Drüsentypen in der unteren Mantelwulstwand reich vertreten. Die Mantel- und Eiweißdrüsen sind bei einer Länge von 600—750  $\mu$  sehr zahlreich. Auch eine spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen ist anzutreffen, und auch hier beginnt sie an der vorderen Medianstelle in der Nähe der Nackenlinie und zieht sich nach rechts bis zur Atemöffnung. Wie bei *Zebrina detrita* beginnt dieser Drüsenkomplex nicht dicht an der Nackenlinie. Davor liegt noch eine kleine Anhäufung von Mantel- und Eiweißdrüsen. Die Drüsenbäuche der Schleimdrüsen sind klein und aufgetrieben, mit großem zentralem Kern, ihre Ausführungsgänge sind schmal und lang (600  $\mu$ ) und sind erfüllt von intensiv sich färbenden Sekretkörnern. Zwischen den reifen Drüsen liegen viele junge Ersatzdrüsenzellen mit derselben Farbreaktion wie die zwischen den Schleimdrüsen der Eniden (s. o.).

Dieser Drüsenkomplex wurde schon von WILLE (1915) beobachtet und als Manteldrüse bezeichnet. WILLE betonte, daß es sich nur um einen Drüsenkomplex, er meint wohl keinen Drüsenbeutel, ohne Ausführungsgang handele, und daß die einzelligen Drüsen durch lange Fortsätze ihr Sekret nach außen auf den Mantelwulst und in den Atemgang hinein entleeren. Aus der Lage der Drüsenzzone heraus, die gerade bis zur Atemöffnung reicht, ist nicht anzunehmen, daß das Sekret sich in den Atemgang ergießt. Abgesehen davon ist der Atemgang selbst sehr

stark drüsig differenziert und enthält zahlreiche Mantel-, Eiweiß- und Kalkdrüsen. Histologisch unterscheidet WILLE an dieser Manteldrüse zweierlei Drüsenzellen: helle bläulich sich färbende, die Außenseite einnehmende, und hinten gelegene, dunkelbraun sich färbende Zellen, letztere mit Ausführgängen, die sich zwischen den hellen Zellen hindurchwinden. Zu diesem histologischen Befund WILLES bemerkt HOFFMANN (1925): »Es werden zwei Drüsenelemente angegeben, von denen ich die einen als Schleimdrüsen, die anderen als Eiweißdrüsen ansprechen möchte, falls letztere nicht nur besondere Sekretionsstadien der ersten darstellen.« Aus meinen obigen Angaben geht hervor, daß HOFFMANN'S letzte Vermutung zutrifft (vgl. oben).

Das Drüsenbild des Mantelwulstes von *Subulina octona* ist mit dem von *Rumina* ohne weiteres vergleichbar trotz verschiedener Größe. An der hinteren Mantelwulstwand begegnen wir auch hier einer Anhäufung echter Schleimdrüsen (nur  $240\ \mu$  lang) mit hellen jungen Ersatzzellen dazwischen. Dieser Komplex bei *Subulina octona* wurde bereits von FR. WIEGMANN (1893) beobachtet und beschrieben: »Auf der Innenseite des Mantelrandes sitzt ein bei *Stenogyra octona* beobachtetes, gegen das Pneumoston sich erstreckendes und vermutlich dort öffnendes Drüsenorgan. Ob dasselbe mit den anderwärts zuweilen vorkommenden Analdrüsen homolog ist, muß einstweilen unentschieden bleiben.« Daß es gar keine Analdrüse ist, sondern nur eine besondere Differenzierung der unteren Mantelwand (die spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen), und daß sie sich in den Atemgang nicht ergießt, geht aus meinen eigenen Darstellungen hervor.

**Endodontidae.** Die vordere Mantelwulstwand von *Goniodiscus rotundatus* ist nur schwach ausgebildet und enthält nur wenige Drüsen. In der unteren Wand sind diese dagegen sehr zahlreich (Abb. 33). Ebenso tritt hier die charakteristische Anhäufung echter Schleimdrüsen in typischer Ausdehnung auf. Diese Drüsen sind ganz bedeutend länger als die Drüsen der Sohle, dennoch sind sie schlank mit abgesetzten Ausführgängen und enthalten Schleimgranula. Sie stellen hiermit eine besondere Modifikation der echten Schleimdrüsen dar.

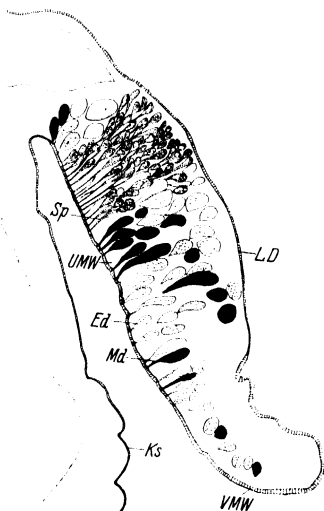


Abb. 33. Querschnitt durch den Mantelwulst von *Goniodiscus rotundatus*. Vergr. etwa 150fach. *Sp* spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen an der unteren Mantelrandwand; *LD* Lungendach; *VMW* vordere Mantelwulstwand; *UMW* untere Mantelwulstwand; *Ks* Körperseite.

**Zonitidae.** Die gemeinsamen Züge und Eigenarten im histologischen Bau des Mantelwulstes der verschiedenen Zonitiden sind von besonderem Interesse.



Abb. 34. Querschnitt durch Fuß (nur Fußrücken zu sehen) und vordere Mantelwulstregion von *Aegopsis verticillus*. Drüsenbeutel längs angeschnitten. Sublimat. Hämalaun. Lichtgrün. Vergr. etwa 20fach. Unter dem Epithel des Fußrückens die Phylacten (zum Teil entleert).

*Aegopsis* (*Zonites* auct.) *verticillus*. Die vordere Mantelwulstwand enthält nur eine geringe Anzahl aller vier Drüsenarten. Auch in der unteren Wand ist die Zahl der Mantel- und Eiweißdrüsen nicht groß. Aber nach innen zu finden wir auch hier eine intensive Anhäufung schmaler, langer Drüsen mit der bekannten Ausdehnung zur Atemöffnung hin. Ihre Ausführungsgänge sind äußerst fein, bedeutend feiner als die der Sohlendrüsen und färben sich auch viel intensiver. Die Drüsenbäuche bilden je kleine Gruppen und Nester. Die zentral gelegenen Kerne sind sehr groß und rund. Die Drüsen sind bedeutend länger als die Sohlen-

drüsen und münden äußerst dicht beieinander. Sie stellen jedenfalls eine besondere Modifikation der echten Schleimdrüsen dar.

Aber am Mantelwulst von *Aegopsis verticillus* erregt noch eine ganz andere Drüsenanhäufung unsere Aufmerksamkeit. Ein großer, über 1 cm langer, walzenförmiger Drüsenbeutel (Abb. 34) mit einem runden zentralen Gange stülpt sich vom Mantelwulst tief in die Lungenhöhle hinein. Er liegt nicht auf dem Boden der Lungenhöhle, sondern stützt sich zum Teil

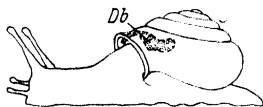


Abb. 35. Schema zur Veranschaulichung des Drüsenbeutels von *Aegopsis verticillus*. Db Drüsenbeutel.

auf das Lungendach. Die Öffnung des Drüsenbeutels ist dicht neben der Atemöffnung auf der linken Seite zu sehen. Abb. 35 zeigt uns den Drüsenbeutel im Längsschnitt. Große Mantel- und Eiweißdrüsen, 650  $\mu$  und 850  $\mu$  lang, münden in großer Anzahl zwischen den Epithelzellen, die den Gang auskleiden. Von außen werden die Drüsen von einer dünnen Bindegewebslage umgeben. Einen ebensolchen Beutel

ähnlicher Größe und Ausdehnung besitzen *Zonites acies* und *Zonites algirus*. SICARD (1874) vergleicht den Mantelwulst von *Zonites algirus* mit dem von *Helix aspersa* und konstatiert, daß bei letzterer die Drüsen reichlich am ganzen Mantelwulst verstreut sind, während sie bei *Zonites algirus* vorwiegend auf den Drüsenbeutel beschränkt sind. Auch NALEPA (1883) nimmt an, daß der Schleimbeutel die Stelle der fehlenden Drüsen vertritt. Zweifellos ist der Drüsenbeutel durch Einstülpung einer drüsenreichen Partie des Mantelwulstes in die Lungenhöhle entstanden.

*Oxychilus draparnaldi*. Der Mantelwulst ist drüsenreicher als der von *Aegopis verticillus*, aber ein besonderer Drüsenbeutel ist nicht vorhanden, ebenso fehlt er allen anderen von mir untersuchten Zonitiden. Die Eiweißdrüsen überwiegen an Zahl und Größe die Manteldrüsen (man vergleiche die geringe Anhäufung dieser beiden Drüsenarten in der Haut des Fußes). Sehr ausgeprägt ist der Komplex echter Schleimdrüsen, dem wir auch hier in der bekannten rechtsseitigen Ausdehnung an der unteren Mantelwand begegnen (Abb. 36). Sie sind etwa  $750\ \mu$  lang, sehr zahlreich und von intensiv sich färbenden Schleimkörnchen erfüllt.

*Retinella nitidula*. Die Manteldrüsen sind zahlreicher als die Eiweißdrüsen, beide sind stark entwickelt. Die charakteristische Anhäufung echter Schleimdrüsen an der hinteren Mantelwand tritt auch hier auf.

Bei den kleinsten unter den von mir untersuchten Zonitiden: *Zonitoides nitidus* und *Zonitoides hammonis* sind Zahl und Länge der Mantel- und Eiweißdrüsen relativ sehr beträchtlich. Bei *Zonitoides hammonis* sind sie etwa  $320\ \mu$  lang. Der Komplex echter Schleimdrüsen in der charakteristischen Ausdehnung in der unteren Mantelwulstwand tritt bei beiden auf.

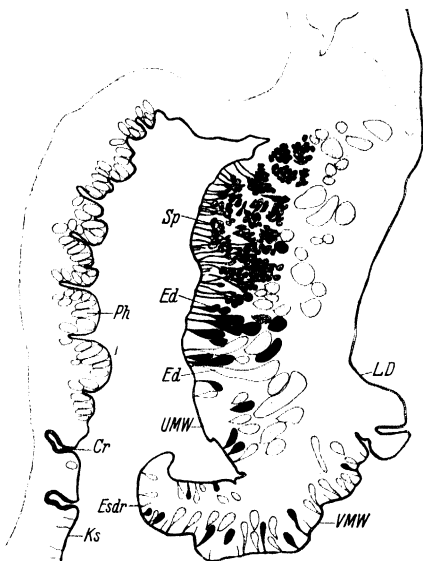


Abb. 36. Querschnitt durch den Mantelwulst von *Oxychilus draparnaldi*. Vergr. etwa 80fach. LD Lungendach; VMW vordere Mantelwulstwand; MD Manteldrüsen; Ed Eiweißdrüsen; Esdr echte Schleimdrüsen; UMW untere Mantelwulstwand; Sp spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen; Ks Körperschleimbeutel; Ph Phylaciten, Cr Crypten.



Im Anschluß an die Zonitiden möchte ich »ein besonderes schleimabsonderndes Organ« im Mantelwulst von *Daudebardia* erwähnen, welches PLATE (1891) beschrieben hat. »Dieselbe liegt nämlich völlig eingebettet und daher äußerlich nicht sichtbar in jener verdickten Partie der rechtsseitigen Mantelfalte, welche das Dach des Atemganges bildet. Bei *Daudebardia rufa* ist sie eine einfache, sackförmige Einstülpung, deren Boden sich zu einigen Falten erhebt und dadurch kleine Seitentaschen erzeugt. Bei *Daudebardia saulcyi* sind die letzteren länger und tiefer, so daß sich das Organ aus mehreren Drüenschläuchen zusammensetzt. Der histologische Aufbau (Fig. 54, 61 Taf. XXXIV) ist bei beiden Arten gleich; die Epithelzellen sind hoch, schmal zylindrisch, mit basalem, kleinem Kern, vakuolig erscheinendem Protoplasma und zarter Cuticula. Die Öffnung liegt bei *Daudebardia saulcyi* neben und über, bei *Daudebardia rufa* über und etwas hinter der Atemöffnung.« Er betont noch, daß dieses Schleimorgan mit der Atemöffnung keineswegs zusammenhängt, und daß es unabhängig von ihr über derselben ausmündet. Nach der Lage läßt sich dieses schleimbereitende Organ sehr gut mit dem Drüsenkomplex hinter der Atemöffnung von *Ferussacia* vergleichen, der ähnlich im rechten Lappen des Mantelwulstes eingebettet ist und ähnlich ausmündet. Allerdings scheinen die Drüsenzellen des Organes bei *Daudebardia* (nach PLATES Beschreibung und Zeichnungen) epithelial und nicht subepithelial zu sein, weswegen eine Homologisierung nicht ohne weiteres möglich ist.

Im Anschluß an *Daudebardia* mag ferner eine Schleimdrüse erwähnt werden, die STREBEL (1878) an ähnlicher Stelle im Mantelwulst von *Glandina algira*, *Strebelia* und *Streptostyla* entdeckt hat. STREBEL konnte den genauen Ausführgang dieser Schleimdrüse nicht feststellen, d. h. ob sie nach außen ausmündet oder ob sie in irgendeiner Beziehung zum Nierenkanal steht, der »dicht hinter dieser Drüse aufzuhören scheint«. Eine erneute Untersuchung dieser Schleimdrüsen bei *Daudebardiiden*, *Oleaciniden* und *Strebelia* wäre von Interesse.

**Vitrinidae und Limacidae.** Der Mantelwulst der Vitriniden (*Phenacolumax pellucidus*, *Phenacolumax diaphanus* und *Vitrinopugio kotulae*) ist ausgezeichnet durch eine größere Ausdehnung (insbesondere bei denjenigen Arten, die sich in die Schale nicht zurückziehen können) und durch die Ausbildung von Schalenlappen. Bei den Limaciden (wie auch bei den noch zu besprechenden Arioniden) ist der Mantel noch weiter ausgedehnt und breitet sich flächenhaft über den Rücken dieser Nacktschnecken aus.

Im Mantelrand und in den Schalenlappen der Vitriniden sind Mantel- und Eiweißdrüsen mehr oder weniger zahlreich vertreten. Bedeutend intensiver sind sie bei den Limaciden ausgebildet. Die großen Manteldrüsen sind zahlenmäßig nicht sehr stark vertreten, werden aber von den kleinen fädigen Schleimdrüsen sehr reichlich ergänzt. Zahlreich sind die Eiweißdrüsen. Sie reichen tief in das Bindegewebe hinein. Bei *Agriolimax agrestis* kommen noch sehr viele Kalkdrüsen hinzu. Über den Mantelwulst dieser Nacktschnecke äußert sich HERFS (1922) folgendermaßen: »Bei *Agriolimax agrestis* aber zeigt ein Schnitt durch

den Mantelschild eigentlich doch das drüsenreichste Bild, das mir bisher bei einer Schnecke vor Augen gekommen ist. Hier ist nämlich der Schild in seiner ganzen Dicke nur eine einzige, geschlossene, mächtige Drüsen-schicht.«

An der hinteren Mantelwand der Vitriniden erstreckt sich die charakteristische Anhäufung von echten Schleimdrüsen, und zwar von der vorderen Mitte bis vor die Atemöffnung. Die Drüsen weisen deutlich feine Ausführgänge auf und enthalten große, zentral gelegene, chromatinreiche Kerne. Das Sekret färbt sich ganz eindeutig mit den basischen Farbstoffen und ist meist körnig. Abb. 37 veranschaulicht

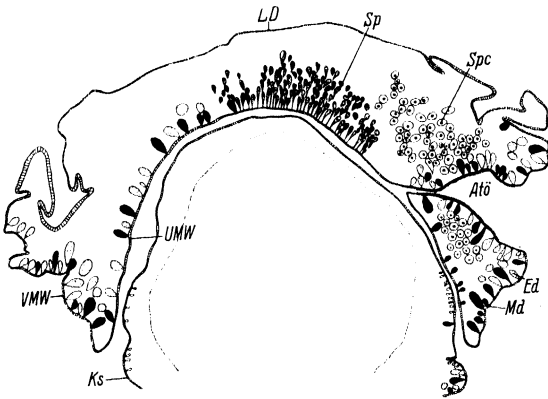


Abb. 37. Querschnitt durch Fuß und vordere Mantelwulstregion (rechts durch den Atemgang) von *Phenacolimax pellucidus*. Vergr. etwa 120fach. LD Lungendach; Spc Spiraculumdrüse; UMW untere Mantelwulstwand; Sp spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen; VMW vordere Mantelwulstwand; Atö Atemöffnung; Ks Körperseite.

uns die Ausdehnung dieses ganzen Drüsenkomplexes von der Mitte des Mantelwulstes bis zur Atemöffnung hin. Bei allen von mir untersuchten Vitriniden war die Anhäufung ungefähr gleich ausgebildet, abgesehen von geringen individuellen Schwankungen, die sich auf Zahl der Drüsen und Reife des Sekretes bezogen. Dieselbe spezielle Anhäufung beobachten wir auch an der Unterseite des Mantelwulstes der Limaciden. Hier ist sie mehr symmetrisch ausgebildet (wie etwa bei den Succineiden, s. o.).

Dieser Drüsenkomplex ist zuerst von ECKARDT (1914) bei den Vitriniden und Limaciden beschrieben und als »Nackendrüse« bezeichnet worden (in Anlehnung an die »Nackendrüse«, die BECK [1912] bei den Eniden beschrieben hat; s. oben). Wie wir sahen, bezog sich aber die »Nackendrüse« BECKS auf die Anhäufung von Eiweißdrüsen in der Nähe der Nackenlinie, welche sich dicht vor dem Komplex echter Schleimdrüsen befindet, was allerdings ECKARDT aus Mangel an Vergleichsmaterial nicht ohne weiteres beurteilen konnte. Doch hat er wohl ein-

gesehen, daß in histologischer Hinsicht diese Drüsenanhäufung bei den Vitriniden sich nicht völlig mit der »Nackendrüse« BECKS identifizieren läßt, denn er schrieb: »Im Gegensatz zu BECKS Beschreibung und Abbildung zeigt sich bei den Vitriniden die weitaus größte Mehrzahl der Drüsenzellen, die dicht gedrängt die ganze obere Breite des Mantels einnehmen, nicht in Aktion, sondern... Nur peripher konnte ich im Drüsenkomplex die Phasenbilder beobachten, die die Zellen als ‚Eiweißzellen‘ charakterisieren lassen und die BECK abbildet.« In der Textfigur 14, S. 239, zeichnet ECKARDT die kleinen Zellen der Nackendrüsen mit zentralen Kernen und dicht beieinanderliegend, wie es uns von den Drüsenbüschchen der echten Schleimdrüsen bekannt ist. Daß ECKARDT keine Ausführungsgänge fand, ist mir nicht erklärlich. Ich habe nämlich bei keiner der von mir untersuchten Vitriniden Ausführungsgänge dieser Drüsen vermißt. Die einzelnen peripheren Eiweißdrüsen stehen aber in keinem Zusammenhang mit den echten Schleimdrüsen. Demnach fällt die »Nackendrüse« ECKARDTS in die Kategorie der Anhäufungen echter Schleimdrüsen an der unteren Mantelwand, die sich als charakteristisch erwiesen für eine große Zahl von Schnecken, die aber nicht, wie es ECKARDT annahm, allen Pulmonaten zukommt.

Es wird ferner die Atemöffnung der Vitriniden und Limaciden von einer Anhäufung von Zellen umgeben, die im subepithelialen Bindegewebe eingebettet liegen und drüsig differenziert erscheinen, aber keine Ausführungsgänge erkennen lassen. Sie sind bläschenförmig, oval bis rund, 50—60  $\mu$  breit, enthalten große, chromatinreiche Kerne und vakuoliertes Plasma. Dieses färbt sich acidophil oder auch leicht basophil. Jedenfalls unterscheiden sich diese Zellen durch Größe, Farbreaktion, Mangel von Ausführungsgängen und besondere Lage um die Atemöffnung herum ganz deutlich von der Anhäufung echter Schleimdrüsen an der hinteren Mantelwulstwand, die dicht daneben aufhört (s. Abb. 37). Makroskopisch bilden diese Zellen einen weißschimmernden Ring um die Atemöffnung und erinnern damit stark an den Kalkfleck, der sich über der Atemöffnung vieler Gehäuseschnecken befindet.

Diesen weißlichen Ring um das Atemloch bei den Limaciden hat als erster LEYDIG (1876) an drei Arten beobachtet. Er nahm an, daß diese Zellen, die den Ring bilden, Kalk führen und einen Rest der Kalkdrüsen darstellen, die »besonders im wulstigen Mantelrand der Helicinen vorhanden sind«. Die zweite Beschreibung dieser Zellen stammt von BROCK (1886). Er hält sie auch für Kalkzellen. An entkalkten Präparaten stellte er fest, daß der Kalk an keine organische Substanz gebunden ist, und daß die Zellen den Kalk speichern. Es ist mir zwar nicht gelungen, mit der Silbernitrat-Reaktion den Kalk in diesen Zellen nachzuweisen, doch schließe ich mich auf Grund der Farbreaktion und des makroskopischen Aussehens dieser Stelle der Ansicht BROCKS, daß es sich um »Kalkspeicherzellen« handelt, an. Auch ECKARDT (1914) beschrieb diese Zellanhäufung um das Atemloch der Vitriniden und Limaciden und bezeichnete sie als »Spiraculumdrüse« (er glaubte sie zum ersten Male gesehen zu haben). Er betrachtete sie als drüsige Bindegewebszellen, die denen der Nackendrüse ähnlich sind und deren Bedeutung im Feuchthalten der Atemöffnung liegt. ROTARIDES (1927) betrachtete diese

Zellen neben dem Spiraculum (*Limax flavus*) als Drüsenzellen, die voneinander isoliert und durch ihre bedeutende Größe ausgezeichnet Schleim liefern, und so zählte er diese Anhäufung zu den anderen schleimabsondernden Organen wie Fußdrüse, Sempersche Drüsen und Hautdrüsen. Wie erwähnt, lassen sich diese anscheinend kalkführenden Zellen jedoch nicht mit echten Schleimdrüsen vergleichen. Ob und in welcher Weise eine Kalkabscheidung nach außen erfolgt, wird noch zu erörtern sein.

**Arionidae.** Der Mantelwulst der Arioniden ist sehr drüsenreich. Die zahlreichen Manteldrüsen überwiegen die Eiweißdrüsen. Dazwischen finden sich wenige echte Schleimdrüsen. Kalkdrüsen konnte ich nicht nachweisen. Auf der Unterseite des Mantelwulstes, der nach außen vorne den Rücken bedeckt, befindet sich die charakteristische Anhäufung echter Schleimdrüsen, die sich symmetrisch nach beiden Seiten erstreckt (genau wie bei den Succiniiden, s. Abb. 28). Die Drüsen färben sich stark basophil, ihr Sekret weist eine sehr deutliche Körnelung auf, sie bilden eine sehr dichte Drüsenzzone, die einzelnen Drüsen sind nicht ganz so lang wie die Sohlendrüsen. Eine andere drüsige Differenzierung ist am Mantelwulst der Arioniden nicht vorhanden.

**Ariophantidae.** Bei *Trochomorpha solarium* und *Trochomorpha lomonti patulaeformis* sind in der vorderen Mantelwulstwand nur kleine echte Schleim- und Eiweißdrüsen vorhanden. In der unteren Mantelwand finden sich Mantel- und Eiweißdrüsen, die im Verhältnis zur winzigen Körpergröße eine beträchtliche Länge aufweisen (200 und 270  $\mu$ ). Außerdem stülpt sich vom Mantelwulst aus ein Drüsenbeutel (*Db*) in die



Abb. 38. Schema zur Veranschaulichung des Drüsenbeutels von *Trochomorpha lomonti patulaeformis*. Vergr. etwa 6fach. *Db* Drüsenbeutel.

Lungenhöhle hinein (Abb. 38) und mündet an der unteren Mantelwand links vor der Atemöffnung, und zwar an jener Stelle, wo der Mantelwulst infolge der besonderen Mündungsverhältnisse bei diesen stark gekielten Formen etwas zugespitzt ist. Dem Bau und der Lage nach läßt sich dieser Drüsenbeutel ganz gut mit dem von *Aegopis verticillus* vergleichen. Er enthält einen geraden Gang, in dessen Epithel die einzelligen Drüsen münden. Eigenartig ist es, daß dieser Drüsenbeutel nur aus Eiweißdrüsen besteht. Eine dünne Bindegewebsschicht umgibt die Drüsen von außen. Der Eiweißdrüsenbeutel ist etwa 1,7 mm lang und 1 mm breit.

**Dendrotrochus helicinoides.** In der vorderen Mantelwand sind schleimhaltige und Eiweißdrüsen vorhanden. In der unteren Mantelwand treten große Mantel- und Eiweißdrüsen auf, die ziemlich zahlreich sind. Sie sind sehr auffällig, da an den Körperseiten vorwiegend nur kleine echte Schleimdrüsen zu finden sind.

*Hemiplecta bataviana*. Die Drüsen des Mantelwulstes weisen etwa dieselbe Verteilung auf wie *Dendrotrochus*, nur sind die Drüsenelemente länger.

*Helicarion adolfi*. Der Mantel ist nach vorne zu etwas ausgedehnt, er weist relativ schmale Schalenlappen auf. In diesen Lappen stehen kleine Mantel- und Eiweißdrüsen ( $120\ \mu$ ) dicht zueinander. Der Mantelwulst ist vorne eingenommen von einer Anhäufung von Manteldrüsen, die relativ lang ( $300\ \mu$ ) und sehr breit sind und in großer Anzahl nebeneinander gelagert sind. Sie münden auf der Unterseite des Mantelwulstes aus. Ihr Sekret ist ganz besonders stark fädig ausgezogen. Die Eiweißdrüsen treten nach Zahl und Größe stark zurück.

Bei *Parmarion pupillaris* ist die Oberseite des Schildes sehr drüsenreich. Bei dieser tropischen Nacktschnecke sind die schleimhaltigen Drüsen die häufigsten; die Eiweißdrüsen treten zahlenmäßig zurück, doch erstrecken sie sich eben bis tief in das Bindegewebe wie die Manteldrüsen ( $450\ \mu$  lang). Auf der Unterseite des Schildes sind dieselben drei Drüsenelemente in geringerer Anzahl vorhanden.

**Bulimulidae.** Der Mantelwulst der tropischen *Partula carteriensis* ist drüsenreich. Vor allem ist es die untere Mantelwand, in der die

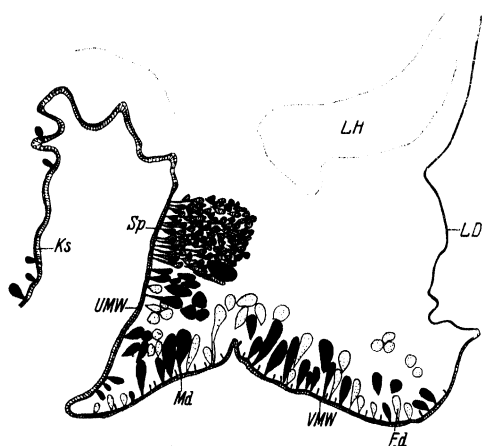


Abb. 39. Querschnitt durch die Mantelwulstregion (zwischen vorderer Mitte und Atemöffnung) von *Partula carteriensis*. Vergr. etwa 100fach. LD Lungendach; VMW vordere Mantelwulstwand; UMW untere Mantelwulstwand; Sp spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen; Ks Körperseite; LH Lungenhöhle.

Manteldrüsen sehr dicht beieinander auftreten. Nach vorn zu, wo der Mantelwulst sich vorwölbt, sind die Manteldrüsen etwa  $600\ \mu$  lang, die Eiweißdrüsen treten hier sehr stark zurück, sowohl an Zahl als auch an Größe. Außerdem tritt hier wieder (Abb. 39) die spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen auf, die wir bei Zonitiden, Vitriniden, Limaciden usw. erwähnten. Sie erstrecken sich von

der vorderen Mitte der hinteren Mantelwand bis zur Atemöffnung und verdrängen infolge ihres starken Auftretens auf dieser Seite die Manteldrüsen. Sie sind bedeutend länger als die Sohlendrüsen ( $650\ \mu$ ). Die Struktur des Se-

krete ist wabig. Die vordere Mantelwulstwand enthält kleine echte Schleimdrüsen sowie auch Mantel- und Eiweißdrüsen. Die letzteren beiden Drüsenarten weisen eine ähnliche Anhäufung und Verteilung auf (s. Abb. 39).

**Fruticicolinae.** Bei allen von mir untersuchten Fruticicolinen, *Cochlostylus rufogaster*, der europäischen *Fruticicola* (Eul.) *fruticum* und der zirkumtropischen *Bradybaena similis*, treten in der vorderen Mantelwand alle vier Drüsenarten auf. Die schleimhaltigen Drüsen sind geringer entwickelt als die eiweißhaltigen. Bei der Besprechung der verschiedenen Drüsenarten wurde auf den Zusammenhang zwischen Eiweiß- und Kalkdrüsen hingewiesen. Durch Zufuhr von anorganischem Kalk werden die Eiweißdrüsen in Kalkdrüsen verwandelt. Findet eine rege Kalksekretion des Mantelwulstes statt, so bleibt die Zahl der Eiweißdrüsen hinter der der Kalkdrüsen zurück. Dieser Erscheinung begegnen wir bei den Fruticicolinen in der vorderen Wand des Mantelwulstes von *Bradybaena similis*. Hier überrascht uns nämlich eine außerordentlich intensive Anhäufung von großen Kalkdrüsen, welche die reinen Eiweißdrüsen stark verdrängt haben. Dagegen bei den beiden anderen Fruticicolinen sind die Kalkdrüsen nur spärlich vorhanden und die reinen Eiweißdrüsen herrschen vor.

**Pleurodontidae.** Der Mantelwulst der tropischen *Chloritis argillacea argillacea* (trockener Buschwald) ist ganz besonders drüsenreich. In der unteren Mantelwulstwand erreichen die Mantel- und Eiweißdrüsen eine Länge von  $900\mu$  und  $1500\mu$  und häufen sich nach vorn zu besonders stark auf. Der Zahl nach werden die Eiweißdrüsen von den Manteldrüsen übertroffen. In der vorderen Mantelwand sind echte Schleimdrüsen zahlreich vorhanden. Die Manteldrüsen treten etwas zurück, dagegen sind Eiweiß- und Kalkdrüsen häufiger.

In der unteren Mantelwand des tropischen *Amphidromus contrarius contrarius* überraschte mich eine außerordentliche Anhäufung von Manteldrüsen, die eine fast einheitliche Drüsenschicht bildeten, in der Bindegewebe und Muskelfasern kaum zu sehen waren. Die Drüsen wiesen eine Länge von etwa  $500\mu$  auf. Eiweißdrüsen waren in geringer Zahl vertreten. In der vorderen Mantelwand sind alle vier Drüsenarten vorhanden. Am spärlichsten wohl die Kalkdrüsen. Der Mantelwulst von *Amphidromus contrarius porcellanus* weist eine ähnliche Verteilung auf, aber die starke Anreicherung der Manteldrüsen an der hinteren Mantelwulstwand konnte ich hier nicht feststellen.

Auch die tropische *Papuina chancei* weist dieselbe Grundverteilung auf. Die Drüsenelemente erstrecken sich nicht allzu tief.

**Helicidae.** Abb. 14 zeigt einen Querschnitt durch den Mantelwulst von *Helicella striata* und gibt eine Vorstellung von Anhäufung und Verteilung der Drüsen an denselben. Die untere Mantelwulstwand ist von der vorderen deutlich getrennt. Sie ist erfüllt von Mantel- und Eiweißdrüsen, die dicht beieinander liegen. Im Vergleich mit den Mantel- und Eiweißdrüsen in den Körperseiten sind sie ganz bedeutend größer und zahlreicher. Andere Drüsenarten kommen nicht vor. Wie der ganze Mantelwulst, läuft auch diese ventrale Drüsenzzone rings um die Nackenlinie herum. Vorn ist sie am stärksten ausgebildet. Betrachten wir die vordere Mantelwulstwand, so sehen wir, daß die Zahl der Manteldrüsen ganz bedeutend geringer ist und daß sie von der Zahl der Eiweißdrüsen übertroffen wird. Von den letzten sind die Kalkdrüsen die häufigsten. Eine kleine Anhäufung von Kalkdrüsen ist noch über der Atemöffnung zu sehen, es ist der »Kalkfleck«, der durch Abscheidung von Kalk das »Fenster« im häutigen Deckel abschließt. In der vorderen Mantelwand kommen noch echte Schleimdrüsen hinzu, die zwischen den anderen Drüsenarten eingestreut sind. Außerdem tritt eine kleine geschlossene Gruppe von echten Schleimdrüsen ganz dicht vor der Mantelrinne auf und bildet demnach einen schmalen Ring von Drüsen vor dieser Rinne.

Die Histologie des Mantelwulstes der anderen kleinen xerophilen Helicinen ist mit der von *Helicella striata* ohne weiteres zu vergleichen. Bei einem Exemplar von *Helicella ericetorum* waren die Manteldrüsen der hinteren Mantelwulstwand ganz besonders stark ausgebildet. Bei *Helicella enica* nimmt die Anhäufung der echten Schleimdrüsen vor der Mantelrinne eine Sonderstellung ein. Die Drüsen sind so zahlreich und lang, wie ich es bei keiner anderen Form angetroffen habe. Vielleicht hängt diese intensive Drüsenanhäufung mit der Bildung des scharfen Kiels zusammen.

Abb. 40 zeigt uns die charakteristische Anordnung der Drüsen am Mantelwulst von *Sphincterochila* (*Leucochroa* auct.) *candidissima*. An der unteren Mantelwulstwand sind Mantel- und Eiweißdrüsen dicht aneinander gedrängt. An der vorderen Mantelwand begegnen wir allen vier Drüsenarten. Unter diesen ist die Ausbildung der Kalkdrüsen ganz enorm. Sie reichen etwa 700—800  $\mu$  tief in das Gewebe und bilden eine kompakte Kalkdrüsenmasse. Eiweißdrüsen sind kaum zu sehen, da sie alle zu Kalkdrüsen geworden sind. Schleimhaltige Drüsen sind im Verhältnis zu den Kalkdrüsen verschwindend klein.

*Eremina desertorum* hat wie die eben besprochene Schnecke eine weiße, dicke Schale und lebt ebenfalls in der Steppe und Wüste. Es war

daher anzunehmen, daß wir hier ebenfalls eine Fülle von Kalkdrüsen antreffen würden. Überraschenderweise ist aber eine außerordentlich geringe Ausbildung derselben zu konstatieren. An der vorderen Wand sind alle vier Drüsenarten anzutreffen. Bei der geringen Ausbildung der Kalkdrüsen überwiegen die Eiweißdrüsen. An der unteren Mantelrandwand sind nur Mantel- und Eiweißdrüsen vorhanden. Beide Drüsenarten übertreffen an Größe und Zahl die Drüsen der Körperseiten. Die Eiweißdrüsen sind zahlreicher und ragen tief in das Bindegewebe hinein ( $800\ \mu$ ).

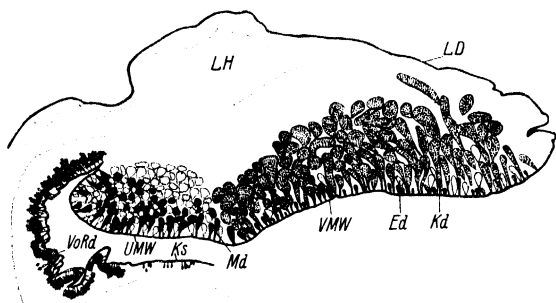


Abb. 40. Querschnitt durch die Mantelwulstregion (zwischen vorderer Mitte und Atemöffnung) von *Leucochroa candidissima*. Vergr. etwa 32fach. LD Lungendach; VMW vordere Mantelwulstwand; Kd Kalkdrüsen; UMW untere Mantelwulstwand; Md Manteldrüsen; Ed Eiweißdrüsen; Ks Körperseite; VoRd vordere Rückendrüse; LH Lungenhöhle.

Der Mantelwulst von *Theba (Euparypha auct.) pisana* läßt sich mit dem von *Eremina* gut vergleichen. Nur sind die Kalkdrüsen zahlreicher, etwa wie bei *Helicella striata*.

Bei *Monacha (Theba) syriaca* und *Monacha (Theba) carthusiana* begegnen wir in der vorderen Mantelwulstwand allen vier Drüsenarten, und zwar in annähernd derselben Verteilung wie bei *Theba (Eup.) pisana*. Die Mantel- und Eiweißdrüsen der hinteren Mantelwand sind etwa vier- bis sechsmal länger als dieselben Drüsen in den Körperseiten. Gänzlich zu fehlen scheinen die Kalkdrüsen im Mantelwulst der kleinen, Feuchtigkeit liebenden Formen: *Perforatella bidens*, *Zenobiella (Monacha) incarnata* und *Trichia (Frut.) hispida*. Dagegen sind die Manteldrüsen der unteren Wand besonders intensiv ausgebildet und fallen im Vergleich zur geringen Körpergröße und im Vergleich zu den Drüsen im Mantelwulst der gleich großen Xerophilen stark auf; die Eiweißdrüsen weisen eine geringe Entwicklung auf.

*Cepaea nemoralis* und *Arianta arbustorum* weichen von den gleich großen mediterranen Formen (s. o.) nur insofern ab, als die Kalkdrüsen vereinzelt auftreten. Mantel- und Eiweißdrüsen der hinteren Mantelwand sind zahlreich und lang.



Abb. 41 zeigt einen Schnitt durch den vorderen Teil des Mantelwulstes von *Murella sicana*. In der Mitte liegt der große hügelartige



Abb. 41. Querschnitt durch Fuß und vordere Mantelwulstregion von *Murella sicana*. Zenker. Hämatoxylin Delaf. Bismarckbraun. Eosin (nur der Fußrücken zu sehen). Auf der linken Seite die Atemöffnung, Atemgang. Über dem Mantelwulst die Lungenhöhle. In der Mitte des Mantelwulstes Anhäufung von Manteldrüsen. Vergr. etwa 20fach.

Haufen von Manteldrüsen, die der unteren Mantelrandwand angehören. Die Zahl der Eiweißdrüsen ist geringer. Rechts geht die untere Mantelrandwand in die vordere über.

Die Manteldrüsen sind hier geringer, die Eiweißdrüsen sind zahlreicher vorhanden, ebenso Kalkdrüsen und echte Schleimdrüsen.

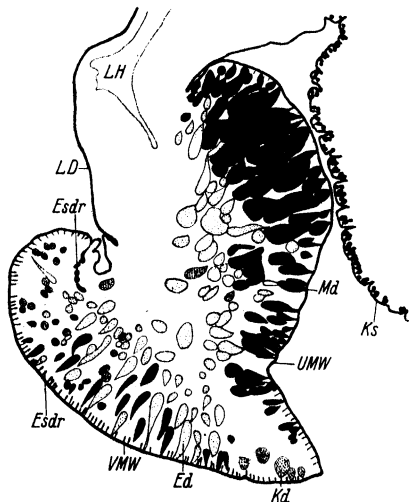


Abb. 42. Querschnitt durch die Mantelwulstregion von *Levantina hierosolyma*. Vergr. etwa 35fach. LD Lungendach; VMW vordere Mantelwulstwand. Esdr echte Schleimdrüsen; Kd Kalkdrüsen; Md Manteldrüsen; Ed Eiweißdrüsen; UMW untere Mantelwulstwand; Ks Körperseite; LH Lungenhöhle.

Bei *Levantina hierosolyma* (Abb. 42) ist die untere Mantelrandwand von der vorderen durch eine deutliche Kante getrennt. Sie ist ganz und gar erfüllt von Manteldrüsen, die dicht beieinander liegen, am dichtesten in der Nähe der Nackenlinie. Diese erreichen eine Tiefe von 900—1100  $\mu$  gegenüber 700  $\mu$  in den Körperseiten. Die Anzahl der Eiweißdrüsen ist geringer, aber sie ragen noch tiefer in das Gewebe

hinein. In der vorderen Wand ist die Zahl der Manteldrüsen viel geringer, sie werden von den Eiweiß- und Kalkdrüsen übertroffen, ebenso treten kleine echte Schleimdrüsen sehr zahlreich auf. Nach der Anhäufung der Kalkdrüsen zu urteilen, ist die Kalksekretion des Mantelwulstes von *Levantina* lange nicht so intensiv wie bei *Leucochroa*.

Die großen weitmündigen Heliciden: *Helix pomatia*, *Helix aspersa*, *Helix kisonis* und *Helix melanostoma* weisen alle eine ähnliche Verteilung und Anhäufung der Drüsen am Mantelwulst auf. Die Manteldrüsen erreichen eine Länge von etwa  $500\ \mu$ , die Eiweißdrüsen bzw. Kalkdrüsen sind bis  $1500\ \mu$  lang. Die Kalkdrüsen sind ganz bedeutend zahlreicher als bei *Levantina*. Bei *Helix pomatia* nehmen sie den größten Teil der vorderen Mantelwulstwand ein, etwas geringer sind sie bei den drei anderen Arten ausgebildet.

Unter den von mir untersuchten Heliciden nimmt *Eobania vermiculata* eine Sonderstellung ein. Infolgedessen habe ich sie vorher bei der Besprechung der anderen gleich großen mediterranen Gattungen nicht mit erwähnt. Zunächst finden wir auch bei

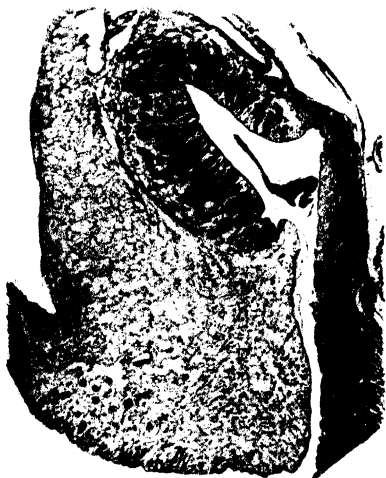


Abb. 43. Querschnitt durch Mantelwulst und Drüsenbeutel von *Eobania vermiculata*. Sublimat. Hämatoxylin. Eosin. Vergr. etwa 30fach. Dunkle Manteldrüsen, helle Eiweißdrüsen. Der Drüsenbeutel ist längs angeschnitten.

*Eobania* dieselben Drüsenarten in der gleichen Grundverteilung wie bei anderen Heliciden. Aber die Mantel- und Eiweißdrüsen sind auf der linken Seite (Abb. 43) so intensiv angehäuft, daß diese Drüsenfläche eine Einstülpung in das Innere des Mantelwulstes und weiter noch in die Lungenhöhle erfahren hat. Dadurch ist wohl der abgesetzte Drüsenbeutel entstanden, bei dem die Drüsen in einen gemeinsamen Gang münden, aber je einzeln zwischen den Epithelzellen. Dieser Gang eröffnet sich (so wie ursprünglich die einzelnen Drüsen) auf der Unterseite des Mantelwulstes neben der Nackenlinie. Bei Öffnung des Lungendaches kann man makroskopisch einen Teil des Drüsenbeutels sehen (Abb. 44), aber der größte Teil ist im Mantelwulst eingebettet, so daß man die richtige Ausdehnung des Drüsenbeutels *Db* erst auf Schnittserien verfolgen kann. Wohl infolge

dieser Beutelbildung, die sozusagen eine einseitige intensive Anhäufung der Drüsen, konzentriert um einen Gang, darstellt, sind die Drüsen auf dem Rest der unteren Wand relativ schwach entwickelt. Die Mantel- und Eiweißdrüsen in diesem Drüsenbeutel sind genau so angeordnet wie die Drüsen an der unteren Wand bei den anderen Heliciden. Wir haben früher betont, daß die Drüsen der unteren Wand vor der Gefahr des Austrocknens gut geschützt sind dadurch, daß sie eine verstecktere Lage genießen. In noch stärkerem Maße trifft dies zu für diesen Schleimbeutel von *Eobania vermiculata*, der nur eine allen Drüsen gemeinsame Öffnung nach außen aufweist.

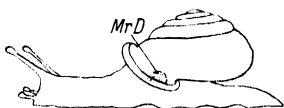


Abb. 44. Schema zur Veranschaulichung des Drüsenbeutels von *Eobania vermiculata*.

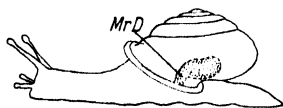


Abb. 45. Schema zur Veranschaulichung des Drüsenbeutels von *Archelix lactea*.

Einen solchen Drüsenbeutel hat P. HESSE (1911) bei einer langen Reihe von *Archelix*-Arten, die er in seiner Monographie der Gattung *Archelix* aufgezählt hat, gefunden und beschrieben. Er stellte dabei fest, daß er in Größe und Form ziemlich stark variiert. Er hat ihn als »Mantelranddrüse« bezeichnet. Bei »Riesenformen« von *Archelix lactea* aus Mogador war die Manteldrüse 28 mm lang, bei kleineren Exemplaren aus Tanger war die Drüse nur halb so groß. Ähnlich verhielten sich große und kleine Exemplare von *Archelix punctata*. Eine solche Maximallänge der Mantelranddrüse (28 mm) charakterisiert nach P. HESSE das Subgenus *Archelix* s. str.; bei dem Subgenus *Dupotetia* ist sie relativ kleiner (bis 12 mm lang), am kleinsten ist sie bei den Wüstenformen unter diesen, die P. HESSE zur Sektion *Deserticola* zusammenfaßt. Dem gegenüber betont er, daß die Größe der Mantelranddrüse bei einer Art dieser Wüstenschnecken stark variiert und eine Länge von 12 mm aufweist. Die Histologie der Mantelranddrüse stimmt nach der Beschreibung von P. HESSE mit der von *Eobania vermiculata* überein. Er beschrieb Schleimdrüsenzellen mit homogenem Inhalt (Manteldrüsen) und Eiweißdrüsenzellen mit körnigem Inhalt. Er bemerkt über die Drüse ferner: »Sie ist als Einstülpung eines drüsenreichen Stückes Epidermis aufzufassen, wodurch eine bedeutende Vermehrung der sezernierenden Elemente auf ein kleines Stück der Körperoberfläche erzielt wird.«

In seinen beiden Werken über die Heliciden der französischen Fauna hat GERMAIN (1929—1930) vorgeschlagen, diese Mantelranddrüse der Gattung *Archelix* »Glande de Hesse« zu nennen. MATTHES (1914) hat die Mantelranddrüse (mit derselben Bezeichnung) bei *Archelix lactea* von neuem beschrieben, ohne P. HESSES Arbeit gekannt zu haben. Daß P. HESSE (1915) bei *Eobania vermiculata* eine Mantelranddrüse nicht gefunden hat, mag wohl daran liegen, daß die Manteldrüse größtenteils im Mantelwulst eingebettet ist und erst an Schnitten gut zu sehen ist. Im Verhältnis zu den großen Mantelranddrüsen bei *Archelix lactea* (Abb. 45) und *Archelix punctata* ist sie bedeutend kleiner, doch kann man einen kleinen Teil des Drüsenkomplexes makroskopisch deutlich erkennen.

SIMROTH (1908—1914) wies darauf hin, daß bei der Heliciden-Gruppe *Iberus* die Haut unter dem Mantelrande links sich zu einer tiefen Tasche einsenkt, welche eine besondere Drüse enthält, die Manteldrüse, die noch der näheren Untersuchung harret. Welche Arten SIMROTH vor sich gehabt hat, gibt er nicht an.

## Allgemeiner Teil.

### I. Bedeutung der phylogenetischen Faktoren für die Verbreitung der Drüsen.

Trotzdem in der letzten Zeit allmählich die Anschauung durchdringt, daß sich die verwandtschaftlichen Beziehungen nur auf Grund mehrerer anatomischer Merkmale beurteilen lassen, sind doch die Hautdrüsen kaum dafür herangezogen worden. Es geschah dies offenbar in der Meinung, daß die schleimbereitenden Organe in zu starkem Maße von den Umweltfaktoren abhängen. Dies ist aber unzutreffend. Wir konnten feststellen, daß die Drüsenkonfiguration viel stärker von den phylogenetischen als von den ökologischen Faktoren bestimmt wird. Es haben vielfach systematisch zusammengehörige Formen trotz sehr verschiedener Lebensweise gleiche Drüsenverhältnisse, und umgekehrt sind Formen der gleichen Biotope oft heterogen. Ich werde auf Grund meiner vorherigen speziellen Darstellungen die gemeinsamen und die unterscheidenden histologischen Merkmale zusammenfassen und festzustellen versuchen, wie weit sie die systematische Einteilung von Gattungen und Sippen bestätigen und rechtfertigen. Wir werden dabei sehen, daß den Drüsenverhältnissen eine nicht geringe taxonomische Bedeutung zukommt.

1. Das Vorhandensein subepithelialer Hautdrüsen und gut entwickelter Fußdrüsen läßt verwandtschaftliche Beziehungen zwischen *Cyclophorus perdis* und *Cochlostoma septemspirale* und *Cochlostoma perseianum* vermuten, während *Pomatias elegans*, die nur epitheliale Drüsen besitzt, ganz abseits steht. In der Tat werden die *Cyclophorinae* und *Cochlostomatinae* zur Familie der *Cyclophoridae*, *Stirps Architaenioglossa* gerechnet, während die *Pomatiasidae* zur *Stirps Rissoacaea* gestellt werden (nach THIELE 1931).

2. *Pythia scarabaeus* unterscheidet sich in der Ausbildung der Haut- und Fußdrüsen stark von den anderen von mir untersuchten Basommatophoren und nähert sich darin mehr den Cyclophoriden. Dies bestätigt die angenommene primitive Stellung der Auriculiden innerhalb der Basommatophoren und Pulmonaten überhaupt und spricht vielleicht auch für ihre Abzweigung von einer besonderen Prosobranchiergruppe.

3. Ein dem von *Pythia scarabaeus* ähnlichen Drüsenbeutel (Abb. 25) charakterisiert auch *Alexia myosotis*. Beide Genera werden zu den Ellobiiden gerechnet.

4. Die Hautdrüsen der Süßwasserpulmonaten ähneln denen der Landpulmonaten. Diese Tatsache erklärt HERFS (1922) damit, daß die Süßwasserpulmonaten ursprünglich Landbewohner waren. Wir wissen nun, daß auch Landprosobranchier subepitheliale Drüsen aufweisen und daß dieser Schluß daher nicht zwingend ist. Die Fußdrüse ist bei allen von mir untersuchten Süßwasser-Basommatophoren gleichmäßig reduziert.

5. In der Ausbildung der Hautdrüsen und der Farbreaktion der Sohlendrüsen stimmen *Isidora* (*Physastra*) *ovalina* und *Planorbis planorbis* überein und unterscheiden sich hierin von den beiden *Limnaeiden* — eine Bestätigung für die systematische Zusammenfassung von *Isidora* und *Planorbis* zu einer Familie (obwohl der Schale nach *Isidora* und *Limnaea* untereinander viel ähnlicher sind).

6. Die spezielle Anhäufung echter Schleimdrüsen an der unteren Mantelwulstwand, die bereits für einige Familien bekannt war (Subulinidae, Vitrinidae und Limacidae), erwies sich als charakteristisch für eine weit größere Zahl von Schnecken, die den eben genannten Familien im System nahestehen und zum Teil zu den primitiveren unter den Pulmonaten gerechnet werden: Succineidae (Abb. 27, 28), Cochlicopidae, Vertiginidae, Enidae (Abb. 29), Clausiliidae (Abb. 30), Ferussaciidae (Abb. 31), Subulinidae, Endodontidae (Abb. 33), Zonitidae (Abb. 36), Vitrinidae (Abb. 37), Limacidae und Arionidae. Ebenso habe ich sie bei *Partula carteriensis* (*Bulimulidae*) (Abb. 39) gefunden. Diese Drüsenanhäufung weist bei den meisten Schnecken eine ähnliche Ausdehnung auf, und zwar von der vorderen Mitte der unteren Mantelrandwand nach der rechten Seite hin, ausgenommen bei Arioniden, Limaciden und Succineiden, bei denen die Drüsen sich symmetrisch nach beiden Seiten hin erstrecken, was wohl mit den Symmetrieverhältnissen dieser Schnecken zusammenhängt.

7. Durch diese spezielle Drüsenanhäufung unterscheiden sich die oben genannten Gruppen von den Ariophantiden und Helicaceen (Pleurodontiden, Fruticoliden und Heliciden), denen eine solche Drüsenzzone fehlt.

8. Ferner ist es von Interesse, daß die erstgenannten Schnecken mit einigen Ausnahmen (*Clausiliidae*, zum Teil auch *Arionidae*) eine ähnliche Ausbildung der Semperschen Drüsen aufweisen. Diese erstrecken sich vorwiegend in den Mundlappen und nehmen eine paarige

Anordnung an (Mundlappendrüse, s. Abb. 18, 19). Bemerkenswert ist es, daß die Basommatophoren sich in der Ausbildung der Semperschen Drüsen ihnen anschließen.

9. Die Ariophantiden und Helicaceen unterscheiden sich auch in bezug auf die Semperschen Drüsen von den vorher genannten Familien, insofern sie abgesehen von den Mundlappen sich ebenso stark auf den vorderen Teil des Kopfes, d. h. auf die Hautpartie, die sich zwischen den Fühlern befindet, erstrecken und in extremen Fällen die ganze Wandung der Kopfhöhle erfüllen (Abb. 20—23).

10. Trotz ähnlicher Ausbildung der Semperschen Drüsen und Anordnung der Drüsen am Mantelwulst sind die Ariophantiden den Helicaceen gegenüber durch einige histologische Sondermerkmale charakterisiert: den Besitz einer Fußsaumrinne, eine häufige Dreiteilung der Sohle, häufiges Auftreten einer Schwanzgrube, besondere Form und Struktur der Hautdrüsen.

11. Nach histologischen Befunden kann die Zusammenfassung der Pleurodontiden, Fruticicoliden und Heliciden zur Stirps *Helicacea* bestätigt werden (THIELE 1931).

12. Eine Fußsaumrinne, meistens verbunden mit einer Dreiteilung der Sohle, wird als primitives Merkmal betrachtet, da sie bei den höher entwickelten Heliciden nicht vorhanden ist. Dennoch ist sie nicht bei allen Schnecken anzutreffen, die innerhalb des Systems zu den primitiveren bzw. altertümlichen Gruppen gerechnet werden. Sie fehlt bei den Succineiden, Cochlicopiden, Vertiginiden, Eniden, Clausiliiden, Subuliniden sowie auch *Achatina* (Achatiniden) und *Partula* (Bulimuliden), ebenso fehlt sie den Familien, welche zur Stirps *Helicacea* gerechnet werden (Pleurodontiden, Fruticicoliden und Heliciden). Dagegen findet sich eine Fußsaumrinne bei den Ferussaciiden, ferner bei allen Familien, die THIELE zur Stirps Zonitacea zusammenfaßt: Endodontiden, Zonitiden, Vitriniden, Arioniden und Limaciden, sowie auch bei den Ariophantiden.

13. THIELE (1926) nimmt an, daß die Cochlicopiden und Eniden nahe verwandt sind. Obwohl die besondere Farbreaktion der echten Schleimdrüsen den Eniden eine Sonderstellung verleiht, ist es doch bezeichnend, daß an der hinteren Mantelwulstwand bei beiden Gruppen eine charakteristische Nackendrüse (s. Abb. 29) aus Eiweißdrüsen auftritt, welche die angenommene Verwandtschaft beider Familien bestätigt.

14. Ferner besteht zwischen *Cochlicopa* und *Ferussacia* eine weitgehende Schalenähnlichkeit. Aber auf Grund anders gearteter anatomo-

mischer Merkmale wurden diese beiden Gattungen getrennt und sogar zwei verschiedenen Familien zugeteilt. Daß diese Trennung auch hinsichtlich der Drüsen berechtigt ist, hat schon WATSON (1929) erkannt, und auch meine Untersuchungen, bei denen ich einen besonderen Komplex von Manteldrüsen nur am Mantelwulst von *Ferussacia perseianum* (Abb. 32), nicht bei *Cochlicopa lubrica* fand, bestätigen dies. Dieser Manteldrüsenkomplex am Mantelwulst, der nun bereits für mehrere *Ferussacia*-Arten bekannt ist, ist in genau derselben Ausbildung auch bei *Caeciliodes acicula* (die eine ganz andere Lebensweise als *Ferussacia* führt: sie ist nämlich eine kleine blinde, unterirdisch lebende Schnecke) gefunden worden. Bemerkenswert ist es, daß die Gattung *Ferussacia* eine Schwanzgrube aufweist, während sie bei der Gattung *Caeciliodes* fehlt.

15. Die »Phylaciten«, die nur für *Hyalinia cellaria* und *Hyalinia cheliella* bekannt waren, stellte ich weiter an *Aegopis verticillus* (Abb. 34), *Oxychilus draparnaldi* (Abb. 36), *Retinella nitidula*, *Zonitoides nitidus* und *Zonitoides hammonis* fest, also für Vertreter von vier verschiedenen Gattungen der Zonitiden. Die für *Daudebardia rufa* von HERFS (1922) beschriebenen Drüsenzellen weisen meines Erachtens ebenfalls auf »Phylaciten« hin und bestätigen die Annahme einer Zugehörigkeit der *Daudebardiinae* zu den Zonitiden (THIELE). Somit scheinen diese eigentümlichen Wehrdrüsen für die Familie der Zonitiden charakteristisch zu sein.

16. Dagegen ist der Schleimsack, den ich am Mantelwulst von *Aegopis verticillus* (Abb. 34, 35) und *Aegopis acies* nachweisen konnte, und der auch *Zonites algirus* charakterisiert, nur auf diese Schnecken beschränkt und fehlt bei den anderen von mir untersuchten Zonitiden.

17. In der Zusammensetzung der Hautdrüsen und in der Ausbildung der Semperschen Drüsen unterscheiden sich die Limaciden sehr stark von den Arioniden. Ebenso besitzen die Limaciden eine charakteristische Spiraculumdrüse, die den Arioniden fehlt. Diese beiden äußerlich ähnlichen Nacktschneckenfamilien stammen also offenbar von ganz verschiedenen beschalteten Schneckengruppen ab.

18. Dagegen findet sich diese Spiraculumdrüse bei den Vitriniden (Abb. 37), mit denen die Limaciden auch andere gemeinsame histologische Merkmale teilen. Eine solche Spiraculumdrüse habe ich bei keiner anderen von mir untersuchten Gattung feststellen können (entgegen ECKARDT, der sich darüber wunderte, daß sie für andere *Helix*-Arten nicht angegeben wurde). Auf die phylogenetischen Zusammenhänge zwischen Vitriniden und Limaciden haben SIMROTH und ECKARDT

nach Sichten eines großen Materials in anatomischer Hinsicht hingewiesen. Demnach kommt die Spiraculumdrüse als prägnantes Merkmal hinzu und liefert eine weitere Bestätigung für die Annahme einer verwandtschaftlichen Beziehung zwischen diesen beiden Familien und für die scharfe Abtrennung von den Arioniden.

19. Ein besonderer Drüsenbeutel am Mantelwulst, wie ich ihn bei *Trochomorpha solarium* und *Trochomorpha lomonti patulaeformis* (Abb. 38) gefunden habe, ist bei den anderen von mir untersuchten Ariophantiden nicht vorhanden. Es wäre also möglich, die Trochomorphiden als eigene Familie zu behandeln, was ja auf Grund anderer Merkmale gelegentlich schon geschah.

20. Eine Anzahl von mir untersuchter Helicellen (*Helicella ericetorum*, *Helicella obvia*, *Helicella enica*, *Helicella vestalis*, *Helicella profuga*, *Helicella striata*) sowie auch *Sphincterochila* (*Leucochroa*) *candidissima*, *Theba* (*Euparypha*) *pisana* und *Eremina desertorum* besitzen an einer versteckten Stelle des vorderen Fußrückens unter dem Mantelwulst eine spezielle Anhäufung von echten Schleimdrüsen (Abb. 13, 14), die ich als »vordere Rückendrüse« bezeichnet habe. Während THIELE die Helicellen und *Sphincterochila* (*Leucochroa*) zu den Helicellinae zusammenfaßt, stellt er die beiden anderen Genera zu den Helicinae. Es wird damit die Annahme nahegelegt, daß diese Rückendrüse bei den beiden Unterfamilien durch Konvergenz entstanden ist und zwar infolge ihrer extrem xerophilen Lebensweise. Dieser Schluß liegt um so näher, als bei anderen, etwas weniger Trockenheit liebenden verwandten Schnecken unter den Helicinae, wie *Murella sicana* oder *Eobania vermiculata*, die Rückendrüse fehlt. Es wäre natürlich auch möglich, daß obengenannte Schnecken sich systematisch doch näherstehen und die erwähnte Trennung in zwei Unterfamilien nicht ohne weiteres berechtigt ist. Bemerkenswert ist es in dieser Hinsicht auch, daß *Monacha* (*Theba*) *syriaca* und *Monacha* (*Theba*) *carthusiana*, welche THIELE zu den Helicellinae stellt, eine solche Rückendrüse nicht besitzen, und daß sie von GEYER (1927) zu den Hygromiinae gestellt werden, während P. HESSE (1931) sie in eine besondere Unterfamilie einordnet.

21. Eine Mantelranddrüse, wie sie von P. HESSE (1911) bei einer großen Anzahl von Archelices nachgewiesen wurde (Abb. 45), besitzt auch *Eobania vermiculata* (Abb. 43, 44). Ursprünglich wurde diese Art zum Genus *Archelix* gerechnet. 1915 hat P. HESSE sie zum Typus der neuen Gattung *Eobania* erhoben. Als unterscheidende Charakteristika gegenüber *Archelix* gab er an: die außerordentliche Länge des Uterushalses und den Besitz der erwähnten Mantelranddrüse. Durch den von



mir erbrachten Nachweis einer Mantelranddrüse auch bei »*Eobania vermiculata* fällt ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal weg, und die Berechtigung einer Abtrennung dieser Art vom Genus *Archelix* ist demnach sehr in Frage gestellt. Daß diese Mantelranddrüse (Drüsenbeutel) eine Eigentümlichkeit des Genus *Archelix* gegenüber den anderen Gattungen der Subfamilie der *Helicinae* darstellt, kann ich dagegen bestätigen; dies ist um so interessanter, als einige dieser Gattungen demselben Biotop angehören wie *Archelix*.

Zum Schluß sei noch ein genereller Vergleich zwischen den verschiedenen drüsigen Differenzierungen am Mantelwulst durchgeführt:

Mit Ausnahme der Spiraculumdrüsen der Limaciden und Vitriniden (die Anhäufungen von »Kalkspeicherzellen« im Atemgang und um die Atemöffnung dieser Schnecken darstellen und evtl. mit dem Kalkfleck über die Atemöffnung epiphragmabildender Schnecken verglichen werden können) sind alle anderen Drüsenkomplexe Differenzierungen der unteren Mantelrandwand.

Die Anhäufungen echter Schleimdrüsen, die, wie schon früher erwähnt wurde, eine Reihe von Schnecken charakterisieren, die sich systematisch nahestehen, weisen eine ähnliche histologische Beschaffenheit auf. Sie bilden keine Einstülpungen in die Lungenhöhle, sondern lediglich Drüsenzonen mit ähnlichen Lageverhältnissen. Sie dürfen infolgedessen wohl als homologe Bildungen betrachtet werden. Alle anderen Drüsenkomplexe treten bei einzelnen Gattungen auf, die ganz heterogenen Gruppen angehören. Sie sind sowohl morphologisch als auch speziell histologisch nicht ganz gleichwertig.

Die Drüsenbeutel von *Pythia scarabaeus* und *Eobania vermiculata* enthalten Mantel- und Eiweißdrüsen und münden auf der linken Seite des Tieres, weisen aber wesentliche strukturelle Unterschiede auf.

Der Drüsenbeutel von *Aegopsis verticillus* und *Aegopsis acies* besteht ebenfalls aus Mantel- und Eiweißdrüsen, ergießt sich aber auf der rechten Seite vor der Atemöffnung.

Der Drüsenbeutel von *Ferussacia perseianum* enthält nur Manteldrüsen und befindet sich im äußersten rechten Zipfel des Mantelwulstes hinter der Atemöffnung.

Die Drüsenbeutel von *Trochomorpha solarium* und *Trochomorpha lomonti patulaeformis* weisen nur Eiweißdrüsen auf und münden, ähnlich wie der Drüsenbeutel von *Aegopsis verticillus*, auf der rechten Seite in der Nähe der Atemöffnung.

Die »Nackendrüse« der Cochlicopiden und Eniden besteht nur aus Eiweißdrüsen. Es handelt sich hierbei nicht um eine Beutelbildung,

sondern um eine Drüsenzzone, die sich leicht gegen die Lungenhöhle vorwölbt. Bei allen anderen Drüsenbeuteln handelt es sich um Einstülpungen von drüsenreichen Partien des Mantelwulstes in die Lungenhöhle und um die Gruppierung der Drüsen um einen zentralen Kanal. Im Unterschied zu den homologen Anhäufungen echter Schleimdrüsen können sie als konvergente Bildungen betrachtet werden.

Eine Homologisierung der Drüsenkomplexe von *Caecilioides* (gleiche Bildung wie von *Ferussacia*), *Subulina octona*, *Zonites algirus* (gleiche Bildung wie die von *Aegopis verticillus*) und der Spiraculumdrüse der Vitriniden und Limaciden, wie sie WÄCHTLER vorgenommen hat, oder ein Vergleich der Spiraculumdrüse der Vitriniden mit der Anhäufung echter Schleimdrüsen von *Rumina decollata*, wie ihn HOFFMANN (1925) durchführte, ist demnach nicht zulässig.

## II. Bedeutung der ökologischen Faktoren für die Verteilung der Drüsen.

### A. Bedeutung der einzelnen Drüsenarten.

In seinen zahlreichen Beobachtungen und Experimenten suchte KÜNKEL (1916) Aufschluß darüber zu gewinnen, wie das Wasser, das im Leben der Schnecken eine bedeutende Rolle spielt, in ihren Körper gelangt. Er erkannte, daß ein großer Teil des notwendigen Wassers durch die Hautdrüsen aufgenommen wird bzw. durch die Eigenschaft des Schleimsekretes, Wasser aufzusaugen und zu speichern. So hat er in seinen Beträufelungsversuchen gezeigt, daß der Fuß und insbesondere der drüsenreiche Mantelrand viel Wasser aufnehmen. Die biologische Bedeutung des Schleimes für die Schnecken sah er im Schutz gegen »mechanische, chemische, thermische und optische Reize«. Auf irgendwelche Unterschiede von Sekretarten, die besondere Funktionen aufweisen, ging er nicht ein. Nur nach dem Ort des Auftretens der Drüsen unterschied er zwischen Körperschleim zur Erhaltung der »Geschmeidigkeit« des ganzen Körpers, Fußdrüsen Schleim für die Lokomotion, Mantelrandschleim zur Anheftung des Gehäuses an die Unterlage und zum Verschluß des Gehäuses. Die Haupteigenschaft all dieser Schleimarten ist nach KÜNKEL, Wasser aufzunehmen — die eigentliche Schleimsubstanz ist sehr klein, die Wassermengen, die sie aufnehmen kann, sehr groß.

Hat KÜNKEL aus Mangel an histologischen Untersuchungen von einer Schleimart schlechtthin gesprochen, so haben HERFS (1922), ZILL (1924) und ROTH (1929) mehrere Drüsenarten unterschieden und einer jeden eine besondere Funktion zugeschrieben. Eine der Voraussetzungen

für eine solche Detaillierung ist die Kenntnis des Chemismus der einzelnen Drüsenarten. Da wir darin noch unzulängliche Kenntnisse haben, so sind wir darauf angewiesen, uns bei der Deutung der Funktion auf die Verteilung der Drüsenarten am Schneckenkörper und den entsprechenden Vergleich verschiedenartig lebender Schnecken zu stützen. Wie in der Einleitung erwähnt wurde, dürfen aber aus Befunden an einzelnen Tieren bzw. ökologischen Typen nicht ohne weiteres allgemeine Schlüsse gezogen werden. Wie wesentlich diese Einschränkung ist, geht wohl am besten aus der Tatsache hervor, daß es auch bei Vergleich der von mir sorgfältig untersuchten 88 Arten noch nicht möglich ist, völlig eindeutige Resultate zu erhalten.

Die Pigmentdrüsen will ich bei meinen Betrachtungen ausschalten, da sie vom jeweiligen Befinden der Schnecke abhängig sind und, wie erwähnt (s. o.), für die Ökologie der Schnecken von geringerer Bedeutung zu sein scheinen. Im folgenden werden wir uns daher mit den schleim- und eiweißhaltigen Drüsen beschäftigen.

Die Deutung der Manteldrüsen durch HERFS ist zu sehr beeinträchtigt worden durch seine irrtümliche Annahme, daß diese Drüsen neben Schleim auch Kalk enthalten (Kalkschleim). (Dieser Irrtum wurde bereits von ZILL richtiggestellt, s. o.). Infolgedessen übersah HERFS völlig jene Drüsen, die wirklich Kalk führen (Kalkdrüsen). Er nahm auf Grund des zahlreichen Auftretens der Kalkdrüsen an, daß diese Wasser aufsaugen und festhalten und dem Trockenschutz dienen, »wozu der Kalkgehalt ihres Sekretes sie noch besonders geeignet macht«. Er glaubte, daß der Kalk, den man im Schleim der xerophilen Schnecken sowie auch der Nacktschnecken findet, »gegen austrocknende Wärme besonders schützt«. Ferner stellte er fest, daß die Manteldrüsen, die im Mantelwulst »bei allen Gehäuseschnecken sehr zahlreich und sehr groß sind, sie bei *Helix pomatia* und den xerophilen Schnecken, »wo ein kalkhaltiges Trockenhäutchen oder ein harter Winterdeckel gebildet wird«, eine starke Entwicklung aufweisen. Man müßte danach also annehmen, daß das Sekret der Manteldrüsen der xerophilen Schnecken, ferner derjenigen, die Kalkdeckel abscheiden, sowie auch der Nacktschnecken im Vergleich zu allen übrigen Schnecken durch ihren verschiedenen Kalkgehalt unterschieden ist. Aus meinen oben angeführten Darstellungen geht aber hervor, daß die Manteldrüsen für sämtliche Landpulmonaten (mit Ausnahme einiger Ariophantiden, die eine etwas abweichende Funktion aufweisen) der chemischen Beschaffenheit des Sekretes nach gleich sind. Im einzelnen muß ich folgendes feststellen.

1. Nicht alle Nacktschnecken schlechthin scheiden mit dem Schleim

Kalk ab, sondern es handelt sich in diesem Fall um eine Sonderanpassung von einigen Nacktschnecken (z. B. *Agriolimax agrestis*), die besondere Kalkdrüsen besitzen.

2. Der Kalk, den xerophile Schnecken mit dem anderen Sekret abscheiden, entstammt aus Kalkdrüsen, die sich zwischen den anderen Hautdrüsen befinden.

3. Die Kalkdrüsen, die den Deckel absondern, sind innerhalb des Mantelwulstes sogar örtlich von den anderen schleimabsondernden Manteldrüsen unterschieden, insofern erstere sich an der vorderen Mantelwulstwand befinden, während letztere vorwiegend der hinteren Mantelwand angehören. Ich glaube, daß die Manteldrüsen der hinteren Mantelwand sich sogar am Bau des häutigen Deckels kaum beteiligen, da sie sich an dieser Stelle auch bei extrem hygrophilen sowie auch verschiedenen tropischen Schnecken, die keinen häutigen Deckel zu bilden scheinen, angehäuft sind. Die starke Anhäufung der Manteldrüsen an der hinteren Mantelwulstwand bei den verschiedenen Schnecken, erklärt sich vielmehr aus der besonders günstigen Lage dieser Hautpartie, die sowohl bei dem kriechenden Tier als auch beim zurückgezogenen dem Körper zugewendet ist, diesen beständig befeuchtet und zu gleicher Zeit am besten selbst vor Austrocknung geschützt ist. Wie ZILL ganz richtig bemerkt hat: wenn diese Manteldrüsen in der Tat Kalk besäßen, wäre ihnen auf Grund dieses Kalkgehaltes kein erhöhtes Wasserbindungsvermögen zuzuschreiben. Demnach ist der Trockenschutz, den die Manteldrüsen bieten, eine wichtige Funktion. Sie halten den Körper beständig feucht und speichern Wasser für ungünstige Stunden. Im Vergleich mit den Schleimdrüsen der von mir untersuchten Landprosobranchier scheinen diese großen sackigen Drüsen eine spezielle Erwerbung der Pulmonaten zu sein. Sie gelangen bei den Landpulmonaten zu stärkster Entwicklung.

4. Interessant ist es, daß bei dem primitiven Landbasommatophor, der in der Strandzone lebt, *Pythia scarabaeus*, die großen Manteldrüsen im Fuß fehlen, daß diese aber statt dessen in enormer Ausbildung in dem Drüsenbeutel vorhanden sind, der sich vom Mantelwulst aus in die Lungenhöhle einstülpt und sein Sekret auf den Rücken des Tieres ergießt. Wäre dies nur für Landbasommatophoren charakteristisch (*Pythia scarabaeus*, ebenso *Alexia myosotis*), so könnte man von der besonderen ökologischen Bedeutung dieser Drüsen und des Drüsenbeutels überhaupt für das Leben dieser Schnecken am Lande sprechen. In dieser Hinsicht müssen aber noch an anderen Ellobiiden Untersuchungen vorgenommen werden.

5. Eine weitere Funktion der Drüsen dürfte die der Verteidigung sein. Wird eine Schnecke gereizt, so zieht sie sich zurück, und der Mantelwulst scheidet hinter dem verschwindenden Fuß eine Fülle von Schleim aus, der dem Angreifer das Zupacken erschwert bzw. das Fressen verleidet.

6. Die einzige Bedeutung der echten Schleimdrüsen wurde in dem Einsmieren der Haut zwecks Herabsetzung der Reibung mit harten Gegenständen bzw. mit dem Substrat gesehen (HERFS, wie auch ZILL und ROTH). Diese Funktion wurde aus der Anhäufung dieser Drüsen an Stellen, die der Reibung stark ausgesetzt sind, wie Sohle (Sohlen- und Fußdrüsen), Kopfrücken, Mantelrand (besondere Anhäufung vor der Mantelrinne) gefolgert. Ich kann die Annahme einer solchen Funktion durchaus bestätigen. Die vergleichenden Untersuchungen einer größeren Anzahl von Schnecken, ihre besonderen Ausdehnungen an verschiedenen anderen Hautstellen, lehren nun aber, daß den echten Schleimdrüsen eine weitere ökologische Bedeutung zukommt.

a) Nach BARR ist der Schleim der Fußdrüse zäher als der der Sohlendrüsen, und während letztere auch noch vorwiegend zur Befeuchtung der Sohle verhelfen, erzeugt die Fußdrüse das Schleimband, auf dem die Schnecke kriecht. Bei Experimenten, in denen BARR die Tätigkeit der Fußdrüse unterbunden hatte, trocknete der Körper der Schnecke (*Milax*) viel eher ein. BARR folgerte daraus, daß das Sekret der Hautdrüsen nicht genüge, um diese durch die Fußdrüse, die also zugleich auch als Wasserreservoir fungiert, ergänzt wird. Nun sind solche Experimente wohl nicht ganz einwandfrei, denn durch die Störung der Fußdrüse ergeben sich neben der Störung der Lokomotion zweifellos andere organische Schäden. Daß aber die Fußdrüse der extremen Trockenschnecken, wie *Leucochroa*, *Eremina* und *Theba* (*Euparypha*) *pisana*, und anderer mediterraner Schnecken, sowie auch bei vielen tropischen Schnecken, wie *Trochomorpha*, *Hemiplecta*, *Chloritis*, und anderen sehr kompakt ist bzw. zahlreiche Drüsen enthält, spricht jedenfalls auch für ihre Bedeutung bei der Wasserspeicherung. Es sind außerdem auch die Sohlendrüsen von *Leucochroa* und anderen extremen Xerophilen im Vergleich zu gleich großen hygrophilen Schnecken bedeutend zahlreicher.

b) Die echten Schleimdrüsen des Kopfrückens und der Mundlappen, die bei dem Aus- und Einstülpen des Kopfes zum Einschnüren der Kopfhaut dienen, gehören dem Komplex der Semperschen Drüsen an. Bei Besprechung dieses schleimbereitenden Organes haben wir zwar gesehen, daß seine Ausbildung in erster Linie von der systematischen Stellung der Arten abhängt, und daß die Drüsen bei einer Reihe von Schnecken, seien es hygrophile, wie *Phenacolimax pellucidus*, oder xero-

phile, wie *Zebrina detrita*, oder tropische, wie *Subulina octona* und *Achatina hamillei*, trotz verschiedener Biotope und verschiedener äußerer Faktoren vorwiegend auf die Mundlappen beschränkt sind. Andererseits haben wir aber festgestellt, daß innerhalb der Helicaceen bei den xerophilen mediterranen Schnecken, wie *Eremina*, *Levantina* und *Leucochroa*, oder bei der tropischen Baumschnecke *Amphidromus*, ebenso unter den tropischen Ariophantiden bei *Helicarion* (Halbnacktschnecke) und *Parmarion* (Nacktschnecke) die Semperschen Drüsen besonders stark ausgebildet sind. Solche Fälle weisen darauf hin, daß diese Drüsenanhäufungen nicht nur zur Herabsetzung der Reibung allein dienen dürften, sondern speziell auch die Kopfhaut feucht halten.

c) Bei der Besprechung des Mantelwulstes war des öfteren die Rede von der speziellen Anhäufung echter Schleimdrüsen an der unteren Mantelwulstwand bei vielen Schneckenfamilien. Wäre diese Drüsenmasse für die Herabsetzung der Reibung unentbehrlich (wie z. B. die Fußdrüse, die bei keiner Landschnecke fehlt), so dürften wir sie bei vielen anderen Formen, wie Ariophantiden und Helicaceen, nicht vermissen. Indessen werden sie bei diesen durch große Manteldrüsen, deren Funktion als Trockenschutz nicht bestritten ist, ersetzt. Zweifellos tragen die echten Schleimdrüsen der unteren Mantelwulstwand zum Feuchthalten des Körpers bei. Ihre ökologische Bedeutung kann aber nicht so streng begrenzt sein, weil sie sowohl bei hygrophilen als auch bei xerophilen Schnecken auftreten.

d) Im Vergleich zu den hygrophilen Schnecken nehmen wir bei den xerophilen Formen eine Zunahme der echten Schleimdrüsen der Körperhaut wahr (worüber auch HERFS berichtet hat). Dazu kommt noch bei den anderen xerophilen Arten eine besondere Anhäufung von echten Schleimdrüsen: »die vordere Rückendrüse«, die an einer versteckten Stelle der vorderen Rückenpartie unter dem Mantelwulst gelagert ist und sich von hier nach außen ergießt. Berücksichtigen wir die Tatsache, daß bei den extrem xerophilen Schnecken im allgemeinen die Manteldrüsen geringer ausgebildet sind, so handelt es sich bei dem zahlreichen Auftreten von echten Schleimdrüsen und der vorderen »Rückendrüse« insbesondere um einen gewissen Ersatz, um eine Kompensation für die notwendige Feuchtigkeit. HERFS hat die Zunahme der echten Schleimdrüsen bei den xerophilen *Levantina mardinensis* und *Xerophila obvia* var. *dobrudschae*) wohl festgestellt, aber ihre ökologische Bedeutung für diese Trockenschnecken nicht beachtet und ihre Bedeutung für den Trockenschutz völlig übersehen, da er eben in diesen Drüsen nur ein Schmiermittel zur Herabsetzung der Reibung sah.

e) Einen anderen wichtigen Beweis für die ökologische Bedeutung der echten Schleimdrüsen als Trockenschutz liefert das Drüsenbild der Haut von *Agrolimax agrestis* bzw. *Limax maximus*. Wir haben gesehen, daß bei diesen Nacktschnecken die kleinen fädigen Drüsen — eine Modifikation der echten Schleimdrüsen — zahlreich auftreten, offenbar bei diesen schalenlosen Schnecken ein Schutz gegen Austrocknung, jedenfalls ein Ersatz für die geringere Ausbildung der Manteldrüsen. Auch an der Haut der tropischen Nacktschnecke *Parmarion pupillaris* sind die echten Schleimdrüsen zahlreich vorhanden, wie sie ja überhaupt bei den meisten tropischen Schnecken gut entwickelt sind.

7. Den Eiweißdrüsen, deren chemische Beschaffenheit schwer festzustellen ist, wurde eine Wehrfunktion zugesprochen (HERFS, ZILL und ROTH) wegen der Art ihrer Anhäufung und Verteilung bei einer Anzahl von Schnecken. Dadurch, daß ich meine Untersuchungen auf eine größere Anzahl von Schnecken ausdehnte und dabei den wichtigen Befund ROTHS über den Zusammenhang von Eiweiß- und Kalkdrüsen beachtete, glaube ich der ökologischen Bedeutung dieser Drüsenart und ihrer Abhängigkeit von klimatischen Faktoren näher zu kommen. Eine solche Abhängigkeit lehnte HERFS für die Eiweißdrüsen ab. »Daß daher die acidophilen Drüsen jedenfalls nicht durch Feuchtigkeit oder Trockenheit in ihrer Entwicklung gehemmt oder gefördert werden, beweist ihr starkes Auftreten bei *Eulota* einerseits und bei *Xerophila* und *Buliminus* andererseits.« An anderer Stelle aber (S. 17) bemerkt er: »Ebenso kommen bei *Eulota* die acidophilen Drüsen zu stärkerer Entwicklung unter den Gehäuseschnecken, sicher unter den Laubschnecken.« Demnach sind es also doch nicht alle Feuchtigkeitschnecken, die einen solchen Reichtum an Eiweißdrüsen aufweisen. Bei Vergleich von ungefähr gleich großen Schnecken der drei wichtigsten Biotope: *Trichia hispida* (hygrophil), *Helicella obvia* (xerophil) und *Amphidromus porcellaneus* (tropisch), ergibt sich die stärkste Ausbildung von Eiweißdrüsen für die xerophilen Schnecken. Der Vergleich mit größeren Schnecken ergibt dasselbe. So besitzt *Leucochroa* zahlreichere Eiweißdrüsen als *Eulota*, ebenso *Zebrina detrita* im Vergleich zu *Succinea*. Wenn wir nun erwägen, daß bei den xerophilen Schnecken die Manteldrüsen geringer ausgebildet sind, so können wir ohne weiteres annehmen, daß die Eiweißdrüsen kompensierend einen Trockenschutz bilden, was nicht ausschließt, daß diese Drüsen der Haut zugleich auch einen Wehrschutz bieten. Ein Teil der Eiweißdrüsen des Fußes der Xerophilen hat sich nun in Kalkdrüsen umgewandelt; dieser Erscheinung begegnen wir weder bei den hygrophilen noch bei den tro-

pischen Schnecken. Da man annimmt, daß der Kalk, der zusammen mit organischem Eiweißsekret abgeschieden wird, dem Schleim eine zähere Konsistenz verleiht, so wird auch hiermit eine ökologische Bedeutung der Eiweißdrüsen bei den xerophilen Schnecken erwiesen.

Die Wehrfunktion der Eiweißdrüsen folgerte HERFS besonders aus der geringen Entwicklung der Eiweißdrüsen bei *Pomatias elegans*, die ja durch einen festen Deckel geschützt ist. »So können diese Schnecken den Nachstellungen ja leicht und sicher entgehen, indem sie sich ins Gehäuse, das durch den Deckel fest zugeschlossen wird, zurückziehen.« Die zahlreichen Eiweißdrüsen in der Haut von *Cochlostoma perseianum* und *Cochlostoma septemspirale*, die auch Landdeckelschnecken sind, machen diese Schlußfolgerung aber illusorisch. Im Vergleich zu der tropischen Landdeckelschnecke *Cyclophorus perdis* sind die Eiweißdrüsen von *Cochlostoma perseianum* viel stärker ausgebildet. Da *Cochlostoma* eine xerophile Schneckengattung ist (Hauptverbreitungsgebiet die Mittelmeerländer), kann in der Anreicherung von Eiweißdrüsen bei diesem Schneckentyp eine weitere Bestätigung für die Annahme einer Trockenschutzfunktion dieser Drüsen gesehen werden.

Die Wehrfunktion der Eiweißdrüsen schließt HERFS ferner aus ihrem Auftreten in der Sohle der Süßwasserpulmonaten, welche bei dem zurückgezogenen Tier die Schalenöffnung schließt, sowie auch aus ihrem Fehlen in der »geschützten Sohle« der Landpulmonaten, »die den Angriffen noch am wenigsten ausgesetzt sind«. Meine Untersuchungen ergaben indessen, daß auch unter den Landschnecken eine Anzahl von Formen Eiweißdrüsen in der Sohle führen, und zwar sind es Formen mit Fußsaumrinne und dreigeteilter Sohle, wie die *Zonitidae*, *Arionidae*, *Ariophantidae*, *Endodontidae*.

8. Die Bedeutung lokalisierter Anhäufungen von Kalkdrüsen ist im allgemeinen ganz eindeutig. Sie liefern den Kalk für die Bildung des Kalkdeckels.

Im Mantelwulst der tropischen Schnecke *Bradybaena similis* sind die Kalkdrüsen auffällig zahlreich, während sie bei den anderen tropischen Schnecken zu fehlen scheinen. Da *Bradybaena* circumtropisch verbreitet ist, legt diese besondere Anreicherung von Kalkdrüsen den Gedanken nahe, daß sie bei der passiven Verschleppung einen besonderen Austrocknungsschutz bieten.

## B. Die ökologischen Beziehungen der Hautdrüsen im ganzen.

Bei Berücksichtigung sämtlicher Hautdrüsen (Hautdrüsen des Fußes, Sempersche Drüsen, Drüsen des Mantelwulstes) erweisen sich



die Verhältnisse als so vielgestaltig, daß es nicht genügt, nur einzelne ökologische Typen zu untersuchen, vor allem nicht ohne Berücksichtigung der phylogenetisch bedingten Unterschiede, die, wie wir sahen, meist wesentlicher sind als die ökologischen. Vor allem sind manche speziellen Drüsenanhäufungen streng systematisch bedingt, und eine ökologische Deutung ist daher nur in verhältnismäßig beschränktem Umfange möglich. Es genügt auch für die ökologische Betrachtungsweise nicht, etwa nur einen Teil der Drüsen zu berücksichtigen, sondern es müssen alle schleimbereitenden Organe zusammen in Rechnung gestellt werden, da die einzelnen Bezirke sich bis zu gewissem Grade gegenseitig kompensieren können.

Im übrigen müssen natürlich auch noch andere Momente mit berücksichtigt werden, so z. B. die speziellen Besonderheiten der Lebensweise, Ausbildung der Schale, Mündungsverhältnisse usw. Über die Abhängigkeit der Schalen von den Umweltfaktoren liegen ausführliche Untersuchungen von RENSCH (1932) vor. Der Einfluß der Umweltfaktoren ist hier relativ stark. Eine Zunahme der relativen Schalendicke war in mehr als der Hälfte der Fälle »bei intensiver Besonnung bzw. intensiver sommerlicher Trockenperiode zu erkennen«. Es ist ferner »die Ausbildung kalkweißer Außenschichten und pigmentierter Innenschichten bei xerophilen Formen als klimatische Sonderanpassung zu betrachten«, und desgleichen ist »die intensive Pigmentierung bzw. das spätere Abbrechen der Embryonalwindungen als Besonnungsschutz zu deuten«.

Die Reduktion der großen Manteldrüsen betrachtete auch HERFS schon als Schutz vor Austrocknungsgefahr. Daß die echten Schleimdrüsen und Eiweißdrüsen kompensierend auftreten, habe ich früher ausgeführt. Aber diese Annahme kann ich nicht für alle Xerophilen bestätigen. Sie trifft vielmehr für die extremen Typen zu. So weisen *Murella sicana*, *Helix melanostoma* und insbesondere *Levantina hierosolyma*, die ja doch auch xerophile Schnecken sind, wenn sie sich wohl auch nicht den heißesten Sonnenstrahlen aussetzen, zahlreiche Manteldrüsen auf, wie auch die Eiweißdrüsen und echten Schleimdrüsen stark ausgebildet sind.

Unter den Eniden ist die xerophile *Zebrina detrita*, die eine feste weiße Schale hat, ganz bedeutend drüsenreicher (Mantel- und Eiweißdrüsen) als die hygrophilen *Ena montana* und *Ena obscura*.

Interessant ist, daß die tropische *Chloritis arg. argillacea* aus den Monsunwaldgebieten mit ausgeprägter Trockenzeit drüsenreicher als alle aus gleichmäßiger feuchten Gebieten stammenden tropischen Formen ist. Merkwürdigerweise ist sie die drüsenreichste von allen Landpulmo-

naten überhaupt, die ich untersucht habe. Ebenso bildet sie einen festeren Deckel zum Abschluß der Schalenöffnung.

Sehr wichtig ist die Berücksichtigung der Quellbarkeit des Körpers und des Schleimes. ROTARIDES (1931) konnte bereits bei Untersuchungen der ökologischen Bedeutung der Körperwandstruktur einiger abweichender Schneckentypen eine Korrelation zwischen Außenwelt und Beschaffenheit der Körperwand nachweisen. Leider hat er ausgesprochene Trockenschnecken in diese Untersuchungen nicht mit einbezogen. KÜNKEL (1916) hat die Quellbarkeit des Schleimes untersucht. Er stellte fest, daß wasserarme Schnecken mehr Wasser aufnehmen als wasserreiche. Solche Untersuchungen dürften für die extremen Xerophilen, die auch KÜNKEL nicht berücksichtigt hat, von besonderer Bedeutung sein. Wir machten die Erfahrung, daß beim Erstickten im Wasser die xerophilen Schnecken (z. B. *Eremina*, *Murella*) stark quellen und glasig werden, wobei das Bindegewebe dann eine sehr lose schwammige Struktur bekommt. Es handelt sich dabei evtl. um eine Fähigkeit, Wasser schnell und reichlich zu speichern, wie es bei periodischem Regen im Mittelmeergebiet erforderlich ist.

Über das Verhalten in der Trockenzeit bzw. über die Anhäufungen der Kalkdrüsen im Mantelwulst der Xerophilen im Zusammenhang mit der Deckelbildung konnte ich auch einige interessante Beobachtungen machen. So sind nicht etwa für alle Schnecken der Xerophytenregion der Mittelmeerländer mit ihren schärferen Gegensätzen von feuchten und trockenen Perioden kalkige Deckel typisch, wie dies SIMROTH (1908—1914) angenommen hatte. Die Bildung des Kalkdeckels ist vielmehr davon abhängig, in welcher Art und Weise das Tier sich in der Trockenzeit bzw. während des Trockenschlafes verhält. Am besten läßt sich der krasse Unterschied hierin zwischen *Eremina* und *Leucochroa* nachweisen, die ja beide Steppen- und Wüstentiere mit ähnlicher kalkigweißer fester Schale sind. *Leucochroa* liegt nun während der Trockenzeit frei in der steinigen Steppe, zieht sich außerordentlich tief in das Gehäuse zurück und schließt die Mündung mit mehreren stark kalkigen Deckeln ab. (Dasselbe kann in der freien Natur wie auch in den Zuchtgläsern beobachtet werden.) Die Ereminen dagegen (aus Kairo) klebten sich während des Sommerschlafes an die Wände der Zuchtgläser an und bildeten dabei ein Schleimhäutchen, das vom Peristom des Gehäuses zur Unterlage sich hinzog. Einen kalkigen Deckel haben diese Schnecken nicht abgeschieden. In besonders trockenen Gebieten korrigiert ja *Eremina*<sup>1)</sup> bei jedem Trockenschlaf immer wieder

<sup>1)</sup> Zumindest *E. hasselquisti*.

die Form des Mundsaumes, je nach den Unebenheiten des Untergrundes, so daß schließlich ganz wulstige Mündungspartien entstehen. (Exemplare eines anderen Fundortes zeigten einen nur schwach kalkigen häutigen Deckel.) Ganz parallel dazu ist nun die Ausbildung der Kalkdrüsen des Mantelwulstes bei *Leucochroa* und *Eremina* unterschieden. Dort eine enorme Anhäufung von Kalkdrüsen, hier nur ganz spärliche einzelne Kalkdrüsen.

Auch *Levantina hierosolyma* bildet keinen kalkigen, sondern einen häutigen Deckel (zuweilen auch einige hintereinander), dem nur etwas Kalk hinzugefügt wird. Die Levantinen kleben sich während des Sommerschlafes an. Sie befestigen sich vorzugsweise eine an der anderen, oft fünf bis sechs hintereinander (auch dann, wenn ihnen genug Raum zur Verfügung steht). Andere Schnecken, wie *Helix aspersa*, *Chloritis argillacea* und verschiedene Helicellen, tun im Zuchtbehälter beides. Sie liegen frei oder sie kleben sich an. In freier Natur kleben sie sich wohl zumeist an.

### Anmerkung bei der Korrektur.

Nach Abschluß dieser Arbeit sind 2 Abhandlungen erschienen, die sich mit den subepithelialen Drüsen der Landschnecken beschäftigen.

Den Gegenstand der Untersuchungen von W. ADAM (1933), »Recherches sur les glandes des Mollusques terrestres« im »Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique«, Tome IX, Nr. 13, Bruxelles, bildet vorwiegend die Histologie der einzelnen Drüsenarten, deren Verteilung, Funktion und Herkunft, die Struktur des Sekretes »in vivo« und im fixierten Zustand.

Die andere Arbeit von K. MAZEK-FIALLA 1933 »Über den Zusammenhang zwischen der Lebensweise einiger Landpulmonaten und deren subepithelialen Drüsen« in der »Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere, XXXVII. Band, 3. Heft, Berlin« versucht »die Funktion der Drüsen im Leben der Tiere zu erklären und die Zusammenhänge der Lebensweise der Landgastropoden mit der Ausbildung der Drüsen zu erkennen«.

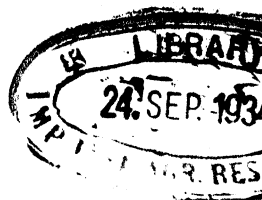
(Ferner erschien soeben: M. ROTARIDES, Bemerkungen zur Rolle der subepithelialen Drüsen bei den Lungenschnecken. Arb. 1. Abt. Ungar. Biol. Forsch.-Inst., Bd. 6, p. 33—43, 1933. — Anm. d. Red.)

### Literaturverzeichnis.

1. André, 1893: Sur les téguments du Zonites. Zool. Anz. — 2. 1894: Recherches sur la glande pédieuse des Pulmonés. Rev. suisse Zool. I, II. — 3. 1898: Organes de défense tégumentaires chez le Zonites (*Hyalinia*) cellarius. Zool. Anz. — 4. 1900: Organes de défense tégumentaires des *Hyalinia*. Rev. suisse Zool. VIII. — 5. Antonow, 1926: Eine einfache Methode für histologischen Kalknachweis. Z. für Mikrosk., Bd. 43. — 6. Babor, J., 1895: Über die wahre Bedeutung des

sogenannten Semperschen Organs der Stylommatophoren. Sitzgber. d. böhm. Ges. Wiss. Prag, Mathem.-naturwiss. Kl. S. 1—20. — 7. **Baecker, R.**, 1932: Die Mikromorphologie von *Helix pomatia* und einigen anderen Stylommatophoren. Erg. d. Anat. u. Entwgesch. Berlin, Bd. 29, S. 449—585. — 8. **Barkow, H. C. L.**, 1846: Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich. Berlin. — 9. **Barr, R. A.**, 1926: Some observations on the pedal gland of *Milax*. Quart. Journ. of Microscop. Science, 70. — 10. **Beck**, 1912: Anatomie deutscher Buliminus-Arten. Jen. Z. Naturw. Bd. 48, S. 187—262. — 11. **Brock, J.**, 1886: Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der Stylommatophoren, Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme. Z. f. wiss. Zool. 44. — 12. **Burkhardt, Fr.**, 1916: Das Körperepithel von *Helix pomatia*. Marburg, Dissert. — 13. **Claparède, Gd.**, 1858: Beiträge zur Anatomie des *Cyclostoma elegans*. 2. T. Müller's Arch. f. Anat. u. Phys. — 14. **Eckardt, E.**, 1914: Beiträge zur Kenntnis der einheimischen Vitrinen. Jen. Z. Naturw. Bd. 51, S. 213—376. — 15. **Garnault, P.**, 1887: Recherches anatomiques et histologiques sur le *Cyclostoma elegans*. Bordeaux. — 16. **Germain, L.**, 1929: Les Helicidae de la faune française. Arch. du Mus. d'hist. nat. d. Lyon, T. 13. — 17. 1930: Faune de France. 21 Mollusques terrestres et fluviatiles. Paris. — 18. **Geyer, D.**, 1927: Unsere Land- und Süßwasserschnecken. Stuttgart. — 19. **Haeckel, W.**, 1911: Beiträge zur Anatomie der Gattung *Chilina*. Zool. Jb. Suppl. XIII. 4. — 20. **Hammersten**, 1885: Studien über Mucin und mucinhaltige Substanzen. Pflüg. Arch. 36. — 21. **Hanitsch, R.**, 1888: Contributions to the Anatomy and Histology of *Limax agrestis*. Proceed. Biol. Soc. Liverpool, Vol. II, S. 152—170. — 22. **Herfs, A.**, 1921: Die Haut der Schnecken in ihrer Abhängigkeit von der Lebensweise. Naturw. Wochenschr. N. F. Bd. 20. — 23. 1922: Studien an den Hautdrüsen der Land- u. Süßwassergastropoden. Arch. f. mikr. Anatomie u. Entwgesch. Bd. 96, S. 1—38. — 24. **Hesse, P.**, 1911: Icon. d. Land- u. Süßwassermoll. N. F. 16. Bd. Wiesbaden. — 25. 1915: Icon. d. Land- u. Süßwassermoll. N. F. 23. Bd. Wiesbaden. — 26. 1931: Zur Anatomie und Systematik palaearktischer Stylommatophoren. Zoologica 81. Stuttgart. — 27. **Hirsch, G.**, 1918: Der Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen. Biol. Ztbl. 38. — 28. **Hoffmann, H.**, 1925/26: Mollusca. In Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Leipzig. — 29. **Houssay, Fr.**, 1884: Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des gastéropodes. Arch. zool. exp. et gén. 23, II Paris. — 30. **Hoyer**, 1890: Über den Nachweis des Mucins in den Geweben mittels der Färbemethode. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 36. — 31. **Keferstein, W.**, 1862/66: In Bronn's Klassen und Ordnungen der Weichtiere. Leipzig u. Heidelberg. — 32. **Krijgsman, B.**, 1925: Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei *Helix pomatia* L. Z. vergl. Physiol. 2. — 33. 1928: Dasselbe, II. Ebendort, 8. — 34. **Künkel, K.**, 1916: Zur Biologie der Lungenschnecken. Heidelberg. — 35. **Leydig, F.**, 1876: Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. Arch. f. Natgesch. Jg. 42, S. 209—292. — 36. **Matthes, W.**, 1914: Beiträge zur Anatomie von *Helix pisana* Müll. Jen. Z. Naturw. Bd. 53, S. 1—50. — 37. **Meisenheimer, J.**, 1912: Die Weinbergsschnecke, *Helix pomatia*. Leipzig, S. 1—140. — 38. **Nalepa, A.**, 1883: Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitzgber. Akad. Wien, Math.-natw. Kl. I. 87. — 39. **Pelseneer, P.**, 1894: Recherches sur divers Opisthoneranches. Mém. cour. et Mém. d. sav. étrang. de l'Acad. roy. sc. Beligiques. — 40. **Plate, L.**, 1893: Studien über opisthopneumone Lungenschnecken, I. Anatomie der Gattungen *Daudebardia*, *Testacella*. Zool. Jb. Anat. u. Ontogen. S. 506

- bis 630. — 41. **Rensch, B.**, 1932: Über die Abhängigkeit der Größe, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltfaktoren. Z. f. Morphol. u. Ökol. 25, S. 757—807. — 42. **Romels, B.**, 1929: Taschenbuch der mikroskop. Technik 11. Aufl. München u. Berlin. — 43. **Rotaries, M.**, 1927: Zur Biologie einer Nacktschnecke (*Limax flavus* L.). Congr. internat. Zool. Budapest. — 44. 1930: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie von *Limax flavus* L. Acta Biol. R. Univ. Szeged. 1. S. 239—275. — 45. 1930: Die Mundteile der Daudebardia. Arch. Molluskenk. 62, S. 32—50. — 46. 1931: Beiträge zur Kenntnis d. Körperwandstruktur und deren ökologischen Bedeutung bei einigen Landlungenschnecken. Arch. d. I. Abt. d. Ung. Biol. Forsch.-Institut. IV. Bd., S. 19—29. Tihany. — 47. 1932: Zur Kenntnis der sog. Riesenzellen des Landschnecken-Fühlers. Dasselbst V. Bd., S. 28—37. — 48. **Roth, H.**, 1929: Zur Kenntnis des Epithels und der Entwicklung der einzelligen Hautdrüsen von *Helix pomatia*. Z. f. wiss. Zool. Bd. 135, S. 357—427. — 49. **Sarasin, P. B.**, 1883: Über d. Fußdr. und drei Sinnesorgane einiger Gastropoden. Zool. Arch. Bd. VI. Würzburg. — 50. **Schmalz, E.**, 1914: Zur Morphologie des Nervensystems v. *Helix pomatia* L. Z. f. wiss. Zool. S. 506—568. — 51. **Semper, C.**, 1856: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Z. f. wiss. Zool. Bd. VIII, S. 1—62. Leipzig. — 52. **Sieard, M. H.**, 1874: Recherches anatomiques et histologiques sur le *Zonites algirus*. Ann. d. scienc. nat. de Zool. S. 63. Paris. — 53. **Simroth, H.**, 1876: Über die Sinneswerkzeuge unserer Weichtiere. Z. f. wiss. Zool. Bd. 26. — 54. 1885: Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Z. f. wiss. Zool. Bd. 42. — 55. 1896/1907: Prosobranchia, in Bronn's Klassen und Ordnungen. Leipzig. — 56. 1908/1924: Mollusca. Dasselbst. Leipzig. — 57. **Sochaczewer, D.**, 1881: Das Riechorgan der Landpulmonaten. Z. f. wiss. Zool. Bd. 35. — 58. **Strebel, H.**, u. **Pfeffer**, 1873/1882: Beiträge zur Kenntnis der Fauna mexikan. Land- u. Süßwasserconchylien. 1—5. Hamburg. — 59. **Swammersdam, Y.**, 1717: Bibel der Natur. Deutsch. Leipzig 1752. — 60. **Thiele, J.**, 1926: Mollusca. Handb. d. Zool. gegr. v. Kükenthal. Berlin u. Leipzig. — 61. 1927: Über die Schneckenfamilie Assimineidae. Zool. Jb. Abt. 1. Syst. Ökol. u. Geog. d. T. 53. Jena. — 62. 1931: Handbuch d. syst. Weichtierkunde. 1. u. 2. Teil. Jena. — 63. **Trappmann, W.**, 1915: Die Muskulatur v. *Hel. pom.* L. Z. f. wiss. Zool. S. 489—585. — 64. **Vogt, C. u. E. Yung**, 1888: Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Braunschweig. — 65. **Wächtler**, 1929: Anat. u. Biol. der augenlosen Landlungenschnecken *Caecilioides acicula* Müll. Z. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 13, S. 359—462. — 66. **Watson, H.**, 1928: The Affinities of *Cecilioides* and illustrating adoptive Evolutions. Journ. of Couch. (18, 8), S. 217—243. — 67. **Wiegmann, Fr.**, 1893: Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des indischen Archipels. Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederostindien von Dr. M. Weber. — 68. **Wille**, 1915: Untersuchungen über den anatomischen Bau der Lungenschnecke *Stenogyra decollata* L. Jen. Z. Naturw. Bd. 53, S. 1—88. — 69. **Zill, R.**, 1924: Die subepithelialen Hautdrüsen v. *Helix pomatia* und einigen anderen Landgehäuseschnecken. Z. Anatom. u. Entwgesch. Bd. 71, S. 1—40. München-Berlin.



# Zur Phänoanalyse von geographischen Rassen und Arten.

Von

S. R. Zarapkin.

(Aus der genetischen Abteilung des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Hirnforschung,  
Berlin-Buch.)

Mit 9 Abbildungen im Text.

## Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung . . . . .	161
II. Messungen der quantitativen Merkmale bei zwei Arten und zwei geographischen Rassen der Laufkäfer und biometrische Bearbeitung der Meßresultate . . . . .	163
A. Graphische Darstellung der Merkmalsunterschiede (Profilmethode)	163
B. Schwankung der Merkmalsunterschiede . . . . .	166
a) Graphische Darstellung der Schwankung der Merkmalsunterschiede (Kurvenmethode) . . . . .	166
b) Bestimmung der Divergenz zwischen den Arten und Rassen durch die Standardabweichung der Merkmalsunterschiede (Methode der Standardabweichung der Merkmalsunterschiede „ $\Sigma$ “) . . . . .	168
III. Kritik der HEINCKESchen Methode und weitere Anwendung der Standardabweichungsmethode auf die Diagnose einzelner Individuen	170
IV. Unterschiede in dem Variationsmuster bei Arten und geographischen Rassen . . . . .	174
V. Indices und Konvergenzkoeffizienten . . . . .	176
VI. Schlußbemerkungen . . . . .	182
VII. Zusammenfassung . . . . .	185
VIII. Literatur . . . . .	186

## I. Einleitung.

In der folgenden Arbeit sollen einige Arten und zwei Rassen auf ihre morphologische Verwandtschaft untersucht werden: und zwar an Hand von Messungen quantitativer Unterschiede und ihrer biometrischen Auswertung. Um die Merkmalsunterschiede zwischen zwei systematischen Gruppen festzustellen, bewertet man gewöhnlich die Differenzen zwischen den Medien entsprechender Merkmale mit Hilfe des mittleren Fehlers. Diese Methode ermöglicht, die Durchschnittsgrößen

der Merkmale bei zwei Gruppen phänotypisch zu unterscheiden. Das genügt aber nicht. Vor allem kann man dabei nicht beurteilen, ob ein bestimmter Unterschied durch äußere Bedingungen, durch Erblichkeit oder durch Faktoren beider Art hervorgerufen wird. Die quantitativ erfaßbaren Merkmale sind weiter meistens transgredierend und deshalb ist es unmöglich, die Zugehörigkeit eines einzelnen Individuums zu der einen oder der anderen Gruppe zu bestimmen. Durch Vertiefung der Methode versuchte HEINCKE (1898) letztere Aufgabe zu lösen. Es ist in der Biometrik bekannt, daß in jeder Variationsreihe die Summe der Quadrate der Abweichungen vom Mittelwert dieser Reihe geringer ist als die Summe der Quadrate der Abweichungen von einer beliebigen anderen Variante:  $\sum p\alpha^2 < \sum pa^2$ , wo  $\sum$  die Summe,  $p$  die Zahl der Individuen,  $\alpha$  die Abweichung vom Mittelwert und  $a$  die Abweichung von einer anderen Variante der Reihe bedeutet. In seinen Untersuchungen an Heringen hat HEINCKE gezeigt, daß die Eigenschaften eines Individuums dieselbe Besonderheit aufweisen: die Summe der Quadrate der Abweichungen möglichst vieler Merkmale eines Individuums von den Mittelwerten derselben Merkmale der Rasse oder Art, zu der das Individuum gehört, ist kleiner als die entsprechende Abweichung von einer beliebigen anderen Sippe. Alle Eigenschaften eines Individuums verhalten sich ebenso wie alle Individuen innerhalb einer Variationsreihe in bezug auf eine Eigenschaft. „Die verschiedenen Eigenschaften eines Individuums zeigen eine ähnliche Gruppierung in der Größe ihrer Abweichungen vom Mittel, wie die verschiedenen Individuen der Rasse in einer einzelnen Eigenschaft. Oder noch kürzer: Alle Eigenschaften eines Individuums verhalten sich ähnlich wie alle Individuen in einer Eigenschaft.“ HEINCKE ging aber noch weiter. Er schreibt: „Da die Abweichungen aller Individuen einer Rasse von ihrem Mittel dem Gesetze des Zufalls folgen, so liegt also die Vermutung nahe, daß auch die Abweichungen der verschiedenen Eigenschaften eines Individuums von ihren Mitteln durch den Zufall kombiniert sind.“ Diese Auffassung von HEINCKE wäre praktisch sehr wichtig, wenn sie richtig wäre. Wenn man Durchschnittsgrößen von einer Reihe transgredierender Merkmale bei zwei Rassen (Arten) kennt, so ist es möglich, die Zugehörigkeit jedes Individuums zu einer dieser Gruppen zu bestimmen. Oder, wie HEINCKE selbst sagt: „Die Beschreibung einer Rasse ist vollständig erschöpfend, wenn die Mittel aller Eigenschaften — und ihre wahrscheinlichen Fehler gegeben sind. In diesem Fall lassen sich aus den gegebenen Größen alle Individuen der Rasse konstruieren. Denn sie sind nur die Permutationen einer

und derselben Reihe von Abweichungen, die durch jene gegebenen Größen fest bestimmt sind.“

In der vorliegenden Arbeit will ich zeigen, daß die Methode von HEINCKE nicht vollkommen einwandfrei ist. Da sie nur für Versuche mit Heringen, die unter fast gleichen äußeren Bedingungen existieren, gilt, kann man sie nicht zu einer von HEINCKE geforderten allgemeinen Rassen- und Art-Analyse ausdehnen. Die quantitativen Unterschiede zwischen Merkmalen können exogen oder endogen bedingt sein, nur die letzteren sind für die Diagnose der Rassen und Arten wichtig. Die Methode von HEINCKE schaltet die exogen bedingten Variationen nicht aus. Mit Hilfe zweier von mir ausgearbeiteter Methoden (Profil- und Standardabweichungsmethode) ist der Versuch gemacht worden, die Unvollkommenheit der HEINCKESchen Methode zu verbessern. Außerdem habe ich versucht, das von HEINCKE gestellte Problem der Verwandtschaft zwischen systematischen Gruppen in der Weise zu lösen, daß ich den Konvergenzkoeffizienten zwischen den Arten und Rassen aus den Korrelationsexponenten zwischen den Merkmalsindizes verschiedener Sippen errechnet habe (Konvergenzkoeffizientmethode). Die eben erwähnten Methoden beziehen sich nicht auf die absoluten Merkmalsunterschiede, sondern ausschließlich auf die ungleichmäßige Entwicklung der Merkmale. Sie schalten dadurch also die Fehlerquelle von milieubedingten Variationen nahezu aus und stützen sich im Gegensatz zur HEINCKESchen Methode mehr auf genotypische Divergenz.

## II. Messungen der quantitativen Merkmale bei zwei Arten und zwei geographischen Rassen der Laufkäfer und biometrische Bearbeitung der Meßresultate.

### A. Graphische Darstellung der Merkmalsunterschiede (Profilmethode).

Bei Männchen und Weibchen von drei *Carabus*-gruppen [zwei Rassen: Hanau (Deutschland) und Zepče (Nordbosnien) von *Carabus cancellatus* und einer Rasse (Mecklenburg) von *Carabus granulatus*] wurden 116 Merkmale gemessen und deren Durchschnittsgrößen berechnet. Auf Taf. 1 sind die Ergebnisse zusammengestellt. Senkrecht sind die gemessenen Merkmale eingetragen, die möglichst alle Körperteile: Kopf, Fühler, Mundteile, Halsschild, Elytren, Brust- und Bauchsegmente und die Glieder der drei Beinpaare berücksichtigen. Waagrecht stehen die Konstanten der Variationsreihen jedes Merkmals bei Weibchen und Männchen der drei *Carabus*-gruppen. Diese Konstanten sind: Durchschnittsgröße ( $M$ ) mit dem mittleren Fehler ( $m$ ), Standard-



abweichung ( $\sigma$ ) und Variationskoeffizient ( $C$ ). Weiter sind die Differenzen und Indices zwischen den Merkmalen jeder *Carabus*-Gruppe ausgerechnet. Die Indices stellen die Verhältnisse zwischen den entsprechenden Merkmalen dar: bei Männchen und Weibchen (Geschlechtsindices  $M_{\sigma}:M_{\varphi}$ ) bei zwei Rassen (Rassenindices  $M_H:M_Z$ ) und bei zwei Arten (Artindices  $M_{gr}:M_z$ ).

Viele Merkmale bei beiden Rassen und besonders auffallend bei den Arten weisen ganz reelle

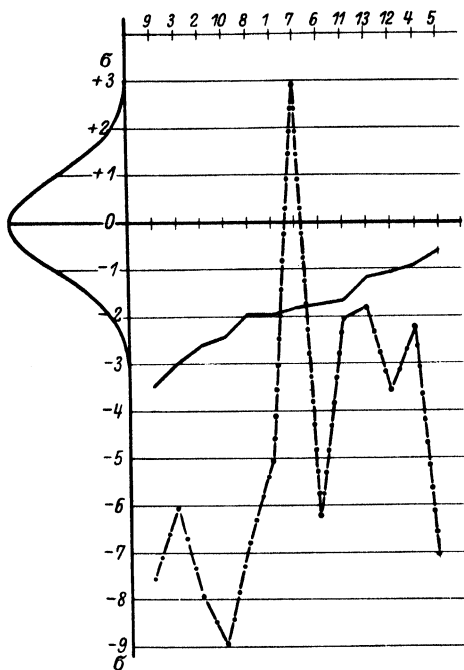


Abb. 1. Profil der Merkmalsabweichungen, die die quantitativen Verhältnisse zwischen den Merkmalen von drei Caraben-Gruppen zeigen. Auf der horizontalen Achse sind die Kopfmerkmale der Zepče-Männchen eingezeichnet. Die vertikal eingezeichnete Binomialkurve zeigt die Grenzen der normalen Merkmalsfluktuation der Zepče-Rasse. Die entsprechenden Merkmale der Hanau-Rasse verhalten sich so, wie es die aufgezeichnete Kurve und die Merkmale des *Carabus granulatus* — wie es die unterbrochene Kurve zeigt. Die vertikale Achse gibt den in Sigmen der Zepče-Rasse ausgedrückten Abweichungsgrad wieder. Einzelne Merkmale sind durch Zahlen bezeichnet, deren Bedeutung auf Tabelle 1 zu finden ist.

und große Unterschiede auf. Meistens sind die Merkmale der Zepče-Rasse stärker entwickelt als die der Hanau-Rasse oder des *Car. granulatus*. Die verschiedenen Unterschiede zwischen den Rassen, wie auch zwischen den Arten sind nicht direkt miteinander vergleichbar und dadurch ist bedingt, daß verschiedenartig gemessen wurde (mit Mikrometer, Winkelmesser usw.). Ferner zeigen die Merkmale verschiedene absolute Durchschnittsgrößen. Dadurch sind die Unterschiede zwischen absolut größeren Merkmalen entsprechend höher als zwischen kleineren Merkmalen. Wir vermeiden diese Unvollkommenheiten in folgender Weise. Wir dividieren die Differenz zwischen dem absoluten Wert der Unterschiede der als Standardform dienenden Zepče-Rasse und dem der anderen Form durch die Sigmen der Zepče-Rasse. Auf diese Weise kann man die Stellung der Durchschnittsgrößen jedes Merkmals der Hanau-Rasse und des *Carabus granulatus*

auf der Abszisse der Variationskurve des entsprechenden Merkmals der Zepče-Rasse bestimmen. Dies ermöglicht ein graphisches Profil der Merkmalsabweichungen bei zwei Rassen oder zwei Arten darzustellen (Abb. 1). Jeder Strich auf der Abszisse entspricht einem der Merkmale, das den Kopfbau bei Männchen der Zepče-Rasse charakterisiert. Die Ordinate zeigt den in Sigmen ausgedrückten Abweichungsgrad der Merkmale der Hanau-Rasse und des *Car. granulatus* von den entsprechenden Medien der Zepče-Rasse. Die Abweichungen der Hanau-Rasse sind nach ihrer Größe geordnet (ausgezogene Linie). Die Variation der Merkmale der Zepče-Rasse wurde nicht eingehend untersucht, man kann jedoch vermuten, daß die Merkmale annähernd binomial variieren. Die binomiale Kurve, die in der Ordinate eingezeichnet ist, zeigt die Grenzen der normalen Variation des Merkmals bei der Zepče-Rasse. Die Merkmale der Hanau-Rasse weichen in verschiedenem Grade von den entsprechenden Merkmalen der Zepče-Rasse ab, das Merkmal 9 (die Benennungen der Merkmale sind in Tab. 1 angegeben), z. B.  $-3,5$ , das Merkmal 3  $-3$  usw. Die alle Abstandspunkte der Hanau-Rasse verbindende Linie gibt eine graphische Darstellung des Kopfbaus der Männchen beider Rassen des *Carabus cancellatus*. Zwei Merkmale der Hanau-Rasse unterscheiden sich von den entsprechenden Merkmalen der Zepče-Rasse in weniger als  $1\sigma$ , sieben Merkmale in weniger als  $2\sigma$ , zwei Merkmale in weniger als  $3\sigma$  und zwei Merkmale in  $3\sigma$  und darüber hinaus. Nur die Medien dieser beiden liegen außerhalb der Grenzen der normalen individuellen Variation derselben Merkmale der Zepče-Rasse. Für jedes Merkmal der Hanau-Rasse könnte man eine normale Variationskurve aufstellen, die den Grad der Transgression zwischen den Merkmalen beider Rassen zeigen würde.

Die unterbrochene Linie Abb. 1 zeigt die Schwankung der Merkmalsunterschiede zwischen der Zepče-Rasse und dem *Car. granulatus*. Die Merkmale dieser Art verhalten sich ganz anders als die Merkmale der Hanau-Rasse zur Zepče-Rasse. Die Merkmalsabweichungen bilden eine unregelmäßige und gebrochene Linie. Meistens sind die Merkmale weiter als  $-3\sigma$  entfernt, einige von ihnen sogar weiter als  $-6\sigma$ . Merkmal 7 dagegen weicht drei Sigmen nach der Plusrichtung ab<sup>1)</sup>.

Auf Abb. 2 ist die Variation aller berechneten Merkmalsunterschiede graphisch dargestellt. Auf der Abszisse sind die Durchschnittswerte

<sup>1)</sup> Diese graphische Methode stellt eine Annäherung an die Formtendenzkurve dar, die wir an einer anderen Stelle beschrieben haben (TIMOFÉEFF-RESSOVSKY und ZARAPKIN 1932).

der Merkmale der Zepče-Rasse angegeben. Alle Merkmale eines Körperteils wurden zu je einer Gruppe zusammengestellt. An der ersten Stelle stehen die Merkmale des Kopfes (für die ♂♂ in einer anderen Reihenfolge als in Abb. 1), an der zweiten die der Antennen, an der dritten die Merkmale der Mundteile usw. Die dicke ausgezogene Linie entspricht den Weibchen, die fein punktierte den Männchen der Hanau-Rasse. Die zwei übrigen Kurven entsprechen den Weibchen (punktiert umzogen) und Männchen (fein unterbrochen) des *Car. granulatus*. Aus der Analyse dieser Zeichnung und aus dem Vergleich aller Merkmale bei den drei *Carabus*-gruppen geht folgendes hervor: Die Merkmale der Hanau-Rasse gehen nur selten über die Grenzen von drei Sigmen hinaus. Meistens schwanken die Abweichungen innerhalb  $+1\sigma$  und  $-3\sigma$ , d. h. die Mehrzahl der Merkmale der Hanau-Rasse ist kleiner als die der Zepče-Rasse. Der Unterschied zwischen den zwei Arten besteht nicht nur darin, daß die Mehrzahl der Merkmale der anderen Art außerhalb der Grenzen normaler Variabilität der Standart liegt, sondern auch (und das ist sehr wichtig) in der starken Schwankung der Merkmalsabweichungen. Alle Merkmale des *Car. granulatus* sind im Vergleich zu den entsprechenden Merkmalen des *Car. cancellatus* ganz unproportional entwickelt. Bei allen Körperteilen verhalten sich die Merkmale des *Car. granulatus* unregelmäßig. Viele Merkmale sind weiter als  $\pm 3$  Sigmen entfernt. Die Abweichungen sind nach der Minusseite öfter und stärker und schwanken von  $+7\sigma$  bis  $-14\sigma$ .

Die oben beschriebene Methode weist ohne weiteres klar darauf hin, welche Unterschiede zwischen den Arten und Rassen vorliegen. Die weiteren Untersuchungen sind auf den Schwankungen der Merkmalsunterschiede aufgebaut.

### B. Schwankung der Merkmalsunterschiede.

#### a) Graphische Darstellung der Schwankung der Merkmalsunterschiede (Kurvenmethode).

Mit Hilfe einer gewöhnlichen variationsstatistischen Methode kann man die Analyse der Art- und Rassenunterschiede nun noch vertiefen. Zu diesem Zweck muß man die Schwankungsgrößen der Merkmale bei Art und Rasse feststellen. Dazu braucht man nur alle Abweichungen jeder bestimmten Rasse (Abweichung in 1, 2, 3 usw. Sigmen in der Abb. 2) zu addieren. Wir erhalten dadurch vier Variationsreihen der Merkmalsabweichungen: zwei für Weibchen und Männchen der Hanau-Rasse und zwei andere für beide Geschlechter des *Carabus granulatus*.





Diese Variationsreihen sind auf Abb. 3 (für Männchen beider Sippen) und 4 (für ihre Weibchen) graphisch dargestellt. Die ausgezogene Kurve zeigt die Variation der Merkmalsabweichungen der Hanau-Rasse (für Männchen auf Abb. 3, für Weibchen auf Abb. 4) von der

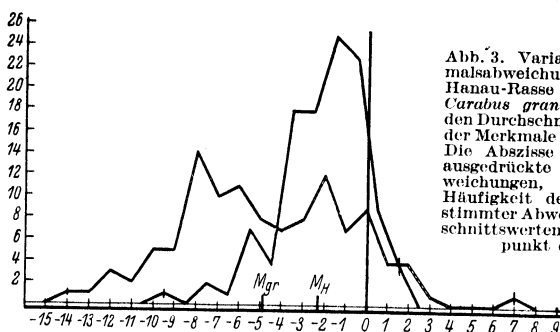


Abb. 3. Variationskurven der Merkmalsabweichungen der Männchen der Hanau-Rasse (ausgezogen) und des *Carabus granulatus* (punktirt) von den Durchschnittswerten entsprechender Merkmale der ♂♂ der Zepče-Rasse. Die Abszisse stellt die in Sigmen ausgedrückte Scala der Merkmalsabweichungen, die Ordinaten — die Häufigkeit der Merkmale mit bestimmter Abweichung von den Durchschnittswerten der Zepče-Rasse (Nullpunkt der Abszisse) dar.

Zepče-Rasse. Auf der Abszisse sind die einzelnen Stufen der Abweichungen von einem bestimmten Nullpunkt nach rechts und nach links in Sigmen angebracht. Dieser Nullpunkt bedeutet die Durchschnittswerte der Merkmale der Standardrasse Zepče. Die Gipfel der Ordinaten entsprechen der Zahl der Merkmale mit gleichen Abweichungen. Die punktierte Kurve stellt die Variation der Merkmalsabweichungen, bezogen auf denselben Nullpunkt, bei *Car. granulatus* dar. Beide Kurven dieser Abbildungen veranschaulichen also nicht die Variation irgendeines Merkmals, sondern die Schwankung der Merkmalsabweichungen der Hanau-Rasse und des *Car. granulatus* von der Zepče-Rasse des *Car. cancellatus*. Die ausgezogenen

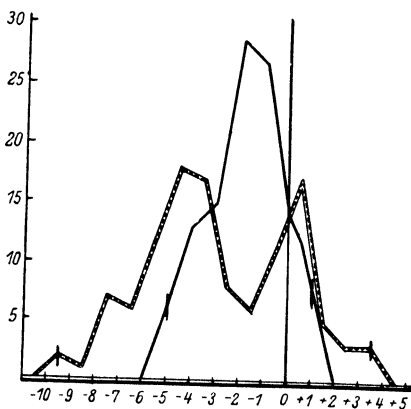


Abb. 4. Dasselbe wie auf Abb. 3, nur für die Weibchen von drei Carabengruppen berechnet.

Kurven beider Abbildungen zeigen geringere Variation der Merkmalsabweichungen als die punktierten Kurven. Auf Abb. 3 variiert die erste von  $-9,5\sigma$  bis  $+1,5\sigma$  (die extremsten beobachteten Abweichungen sind durch einen Strich markiert), die zweite von  $-14,0\sigma$  bis  $+7,0\sigma$ . Die Merkmalsabweichungen bei Weibchen variieren in den Grenzen: die erste

Kurve von  $-5$  bis  $+1\sigma$ , die zweite von  $-9,5$  bis  $+3,5\sigma$  (Abb. 4). Die Mehrzahl der Abweichungen liegt in allen Fällen nach der Minusseite vom Nullpunkt, d. h. die meisten Merkmale sind von beiden *Carabus*-gruppen kleiner als bei der Zepče-Rasse. Die erste Kurve zeigt weiter eine regelmäßigere Verteilung der einzelnen Varianten um einen gut ausgeprägten Mittelpunkt (die höchste Ordinate der Abb. 3 und 4). Diese Kurve ist also, abgesehen von den wenigen kleinen Störungen, fast binomial. Die zweite Kurve, die die Merkmalsabweichungen zwischen zwei Arten darstellt, ist bei Männchen und Weibchen deutlich depressiv und zweigipfelig. Die einzelnen Varianten verteilen sich unregelmäßig und bilden keine binomiale Einheit.

b) Bestimmung der Divergenz zwischen den Arten und Rassen durch die Standard-Abweichung der Merkmalsunterschiede (Methode der Standardabweichung der Merkmalsunterschiede).

Obwohl die beiden eben beschriebenen Abbildungen ganz klar zeigen, daß die Durchschnittsgrößen der Merkmale einer anderen Art weiter und unregelmäßiger als die einer anderen Rasse von der Standardform abweichen, ist noch eine tiefere Erkenntnis durch eine biometrische Bearbeitung der erhaltenen Größen möglich. Wir wollen jetzt die Methode von HEINCKE in etwas veränderter Form (die absoluten Unterschiede zwischen den Merkmalen dividieren wir immer durch die entsprechenden Standardabweichungen der Zepče-Rasse) auf unser Material anwenden. Wir berechnen zunächst die Quadrate der Abweichungen bei *Car. granulatus*. Auf Abb. 3 sieht man, daß 7 Merkmale des *Car. granulatus* um 1 Sigma vom Nullpunkt abweichen, 12 Merkmale 2 Sigmen usw. Die Summe dieser Abweichungen ist in Tab. 2 ausgeführt und ergibt 4243. Die entsprechende Berechnung bei der Hanau-Rasse ist, wie erwartet, bedeutend niedriger, nämlich 1025. Diese zwei Zahlen sind nach HEINCKE von großem diagnostischen Wert, da sie die Verwandtschaft zwischen verschiedenen systematischen Gruppen bestimmen können. Das Ergebnis dieser Berechnung ist aber, wie wir sehen werden, nicht vollkommen einwandfrei. Die Medien beider Kurven der Abb. 3 und 4 zeigen, daß in beiden Fällen, sowohl bei der Hanau-Rasse wie auch bei *Car. granulatus*, fast alle Merkmale (alle Körperteile) kleiner sind als bei der Zepče-Rasse. Diese Verkleinerung der Körpergröße kann aber von ganz verschiedenen Faktoren abhängig sein: 1. Von mehreren gleichsinnigen Erbfaktoren, 2. von einem starkwirkenden Erbfaktor und 3. von äußeren Bedingungen.

Tabelle 2.

Berechnung der Quadrate der Abweichungen nach der Methode von HEINCKE, bei ♂♂ von *Carabus granulatus*.

Zahl der Merkmale	Abweichungsgrad	Quadrate der Abweichungen
7	— 1	— $1^2 \cdot 7 = 7$
12	— 2	— $2^2 \cdot 12 = 48$
8	— 3	— $3^2 \cdot 8 = 72$
7	— 4	— $4^2 \cdot 7 = 112$
8	— 5	— $5^2 \cdot 8 = 200$
11	— 6	— $6^2 \cdot 11 = 396$
10	— 7	— $7^2 \cdot 10 = 490$
14	— 8	— $8^2 \cdot 14 = 896$
5	— 9	— $9^2 \cdot 5 = 405$
5	— 10	— $10^2 \cdot 5 = 500$
2	— 11	— $11^2 \cdot 2 = 242$
3	— 12	— $12^2 \cdot 3 = 432$
1	— 13	— $13^2 \cdot 1 = 169$
1	— 14	— $14^2 \cdot 1 = 196$
9	0	—
4	+ 1	+ $1^2 \cdot 4 = 4$
4	+ 2	+ $2^2 \cdot 4 = 16$
1	+ 3	+ $3^2 \cdot 1 = 9$
1	+ 4	+ $4^2 \cdot 1 = 16$
		$\Sigma pa^2 = 4243$

In der Methode von HEINCKE sind alle drei Faktorengruppen zusammengefaßt; die Bewertung der Rassen- oder Artunterschiede durch die Summe der Quadrate der Abweichungen führt eine uns meistens unbekannte Größe ein (milieubedingte Variationen). Nur die erste (teilweise die zweite) Gruppe spielt aber eine große Rolle im Prozeß der Rassen- oder Artenentstehung; deshalb sind wir gezwungen, die exogen bedingten Variationen der Merkmale möglichst auszuschalten.

Oben wurde schon erwähnt, daß die ausgezogenen Kurven (Hanau-Rasse) der Abb. 3 und 4 eine Annäherung an die binomiale Kurve darstellen. Die punktierten Kurven (*Car. granulatus*) zeigen keine binomiale Verteilung, sondern große Heterogenität. Die sogenannten Konstanten der Variationsreihe Media ( $M$ ) und Standardabweichung ( $\sigma$ ) stellen die Besonderheiten jeder Kurve in Ziffern dar. Diese Konstanten sind bei der ersten Variationsreihe:  $M = -2,29 \sigma$ ,  $\mathfrak{S} = \pm 1,94 \sigma$ , bei der zweiten  $M = -4,88 \sigma$ ,  $\mathfrak{S} = \pm 3,97 \sigma$  (die Standardabweichungen dieser Kurven wollen wir mit dem großen deutschen  $\mathfrak{S}$  bezeichnen). Die Standardabweichung ist hier von besonderem Werte: sie ist von der



Media derselben Variationsreihe unabhängig (Ausschaltung der absoluten Körpergröße). Sie weist nur auf die Variation der Merkmalsunterschiede selbst hin und gibt an, wie ungleichmäßig und stark bestimmte Merkmale der Rasse oder Art sich von der Standardform unterscheiden. Anders gesagt, stützt sich die Methode der Standardabweichung nicht auf die absoluten Merkmalsunterschiede zwischen den systematischen Sippen, sondern lediglich auf die Disproportion der Merkmale eventueller Körperteile bei Rassen und Arten. Die disproportionale Entwicklung der Merkmale bei verschiedenen systematischen Sippen ist nämlich wichtiger als die absoluten Unterschiede, wenn diese auch groß sind, da sie vermutlich genotypisch bedingt sind. Von den drei Zahlen: Summe der Quadrate der Abweichungen, Durchschnittsabweichung und Standardabweichung ( $\sigma$ ), die die Unterschiede zwischen Rassen und Arten charakterisieren, muß die Standardabweichung für richtiger gehalten werden, da sie die exogen bedingten Variationen fast vollkommen ausschaltet.

Doch auch diese ist noch nicht vollkommen einwandfrei. Sie stellt nur eine Durchschnittsschwankung irgendeiner Eigenschaft in einer Variationsreihe dar, ist von den untersuchten Merkmalen weit abstrahiert und deshalb unanschaulich. Die Standardabweichung zeigt nicht, wie die verschiedenen Varianten (Merkmale) in der Variationsreihe verteilt sind und wie oft die Merkmalsabweichungen der zwei Tiergruppen zusammenfallen. Die letzte Aufgabe wollen wir im Kapitel V dieser Arbeit durch die Anwendung der Indices lösen und dadurch eine neue Methode für die Bestimmung der Verwandtschaft zwischen Rassen und Arten feststellen (Indices und Konvergenzkoeffizienten).

### III. Kritik der Heinckeschen Methode und weitere Anwendung der Standardabweichungsmethode auf die Diagnose einzelner Individuen.

Ein großes Verdienst von HEINCKE ist, daß er bei seinen Untersuchungen an Heringen nicht nur einige zufällig auffallende Merkmale beachtet, sondern möglichst alle Merkmale, d. h. auch solche, die von Systematikern gewöhnlich ignoriert wurden, benutzt hat. Ein zweites Verdienst von ihm ist, die gewöhnliche variationsstatistische Methode vertieft und eine neue Methode ausgearbeitet zu haben, mit deren Hilfe man die Zugehörigkeit jedes einzelnen Individuums zu einer systematischen Sippe bestimmen kann. Die Methode von HEINCKE ist aber in vielen Fällen mangelhaft und kann zu falschen Schlußfolgerungen führen. Der Fehler dieser Methode liegt in der Bestimmung der Merk-

malsdivergenz zwischen zwei systematischen Gruppen durch die absoluten Merkmalsunterschiede. Diese Unterschiede können sowohl durch Erbfaktoren, wie auch durch äußere Bedingungen hervorgerufen werden und deshalb die genetische Divergenz nicht genau ganz zeigen. Die Unvollkommenheit der Methode von HEINCKE wollen wir an einigen Beispielen aus der individuellen Variation der *Carabus*-Gruppen zeigen. Auf Abb. 5 ist die Variation der Merkmalsabweichungen von den Mittelwerten derselben Merkmale

bei zwei Individuen der Zepče-Rasse graphisch dargestellt ( $N\ 40$ — ausgezogen,  $N\ 28$ — punktiert). Die Abszisse stellt eine in Sigmen ausgedrückte Skala der Abweichungen, die Ordinate die Häufigkeit der Abweichungen dar. Beide Kurven zeigen eine gute Annäherung an die QUETELETsche Kurve. Sie sind aber beide vom Nullpunkt, der die Durchschnittswerte der Merkmale der Rasse bedeutet, in entgegengesetzten Richtungen verschoben. Diese ungleichmäßige Verschiebung

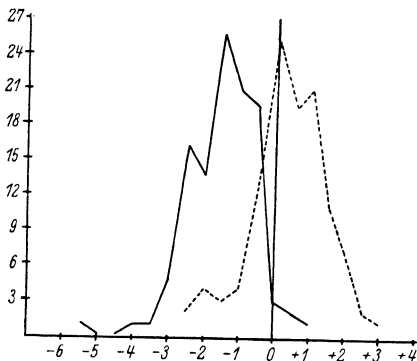


Abb. 5. Variationskurven der Merkmalsabweichungen bei zwei einzelnen Individuen der Zepče-Rasse von den Durchschnittswerten derselben Rasse. Die Merkmale des ersten Individuums (ausgezogene Kurve) sind fast alle nach der Minusrichtung, des zweiten (punktierte Kurve) — nach der Plusrichtung verschoben; die Variationsbreite bleibt aber bei beiden Individuen unverändert.

aller Merkmale in einem Fall nach rechts, im anderen nach links erhöht selbstverständlich die Summe der Quadrate der Abweichungen in verschiedenem Grade bei zwei untersuchten Individuen. Bei dem ersten Individuum ( $N\ 40$ ) ist die mittlere Verschiebung  $M_1 = -1,48\sigma$  und der entspricht eine ziemlich große Summe der Quadrate der Abweichungen  $\Sigma pa^2 = 346$ . Bei dem zweiten Individuum ( $N\ 28$ ) sind diese Zahlen:  $M_2 = +0,40\sigma$  und  $\Sigma pa^2 = 143$ . Die Standardabweichungen sind aber bei beiden Variationen fast die gleichen:  $\mathfrak{S}_1 = \pm 0,96\sigma$  und  $\mathfrak{S}_2 = \pm 1,05\sigma$ . Man kann daraus schließen, daß die Merkmalsabweichungen jedes Individuums innerhalb einer Rasse sich annähernd binomial um einen bestimmten Mittelpunkt gruppieren. Der Durchschnittswert dieser Abweichungen stimmt dagegen nicht mit den mittleren Merkmalsgrößen der Rasse überein und ist bei einzelnen Individuen verschieden stark, bald nach rechts, bald nach links, verschoben, was eine starke individuelle Schwankung

der Summe der Quadrate der Abweichungen bedingt. Bei diesen Verschiebungen, die von äußeren Bedingungen wahrscheinlich hervorgerufen werden, bleibt aber nur die Schwankungsbreite (Standardabweichung) jedes Individuums beständig und deshalb kann nur sie bei der Diagnose der Verwandtschaft gebraucht werden.

Die Abb. 6 stellt die Variation der Merkmalsabweichungen bei zwei Individuen der Hanau-Rasse von den Durchschnittsgrößen der Merkmale der Zepče-Rasse dar. Beide Kurven sind nach links vom Nullpunkt verschoben. Die erste ( $N\ 92$ ) durchschnittlich auf  $-1,48\sigma$ ,

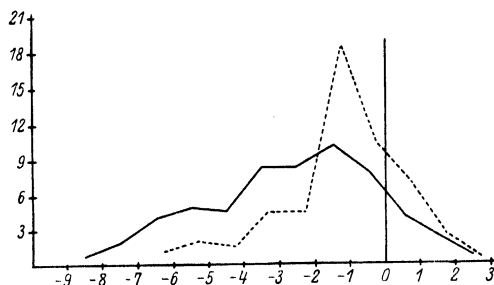


Abb. 6. Variationskurven der Merkmalsabweichungen bei zwei einzelnen Individuen der Hanau-Rasse von Durchschnittswerten entspr. Merkmale der Zepče-Rasse. Beide Individuen zeigen sehr starke Variationsbreite, im Vergleich mit den Individuen der Zepče-Rasse der Abb. 5.

die zweite (98) auf  $-0,90\sigma$ . Die Summe der Quadrate der Abweichungen des ersten Individuums ist 1052, des zweiten 417. Die Standardabweichungen entsprechender Individuen sind:  $\mathfrak{S}_{92} = \pm 2,40\sigma$ ,  $\mathfrak{S}_{98} = \pm 1,72\sigma$ . Der Unterschied zwischen den Sigmen ist wieder geringer als zwischen den Quadraten der Abweichungen.

Tabelle 3.

Bestimmung der Rassenzugehörigkeit einzelner Individuen mit Hilfe der Quadrate der Abweichungen ( $pa^2$ ) und der Standardabweichung ( ).

Rassen	Mittl. Abweichung $M$	Quadr. d. Abw. $pa^2$	Standardabw.
Zepče $N\ 28$ . .	+ 0,4056	143	$\pm 1,05$
Zepče $N\ 48$ . .	- 1,48	346	$\pm 0,96$
Hanau $N\ 98$ . .	- 0,90	417	$\pm 1,72$
Hanau $N\ 92$ . .	- 1,48	1052	$\pm 2,40$

Auf Tab. 3 sind alle die untersuchten Individuen charakterisierenden Zahlen zusammengestellt. Nehmen wir an, daß wir die Zugehörigkeit jedes Individuums zur Rasse nicht kennen und sie zuerst mit der Methode von HEINCKE bestimmen wollen. Die Zahlen der vorletzten

senkrechten Reihe sollen diese Zugehörigkeit anzeigen. Das Individuum N 28 zeigt die niedrigste Summe der Abweichungen von der Zepče-Rasse. Zwei andere Individuen N 48 und 98 zeigen auch unbedeutende Abweichung und nur das Individuum N 92 weist sehr starke Abweichung von den Mittelwerten der Zepče-Rasse auf. Diese Diagnose ist aber unrichtig. Richtiger ist es, die Diagnose auf die letzte senkrechte Reihe der Tab. 3, die den Unterschied zwischen den Merkmalsabweichungen bei vier Individuen in Standardabweichungen wiedergibt, zu stützen. Diese Tabelle zeigt also, daß weder die mittlere Merkmalsabweichung noch die Summe der Quadrate der Abweichungen, sondern nur die Standardabweichungen der Merkmalschwankung eine gute und auffallende Charakteristik der Unterschiede zwischen den Rassen ergeben.

Wie aus dieser Untersuchung hervorgeht, ist die Grundbehauptung von HEINCKE, daß die Merkmale des Individuums sich aus den Reihen variierender Merkmale der Rasse ganz zufällig kombinieren, auch nicht richtig. Wir haben schon gesehen, daß die Merkmale des Individuums alle eine mehr oder weniger starke parallele Verschiebung nach der Plus- oder nach der Minusseite von den Mitteln der Rasse zeigen. Bei einem phänotypisch großen Organismus sind alle Merkmale und Körperteile entsprechend größer, bei einem kleinen sind sie kleiner. Alle meßbaren Merkmale des Organismus sind mit der Körpergröße korrelativ verbunden. Dadurch kann die zufällige Kombination der Merkmale der Rasse in einem Individuum sich nicht vollkommen verwirklichen. HEINCKE glaubt diese Auseinandersetzung leicht beseitigen zu können. Er schreibt darüber: „Ich habe schon vor zwei Jahren sehr eingehend das Problem der Kombination je zwei Eigenschaften auf die von GALTON gegebene Anregung hin studiert und die Korrelations-Exponenten nach seiner Methode für viele Paare von Eigenschaften bei Heringsrassen berechnet... Vielmehr ergibt meine Theorie notwendig das, was die Beobachtung lehrt, nämlich, daß zwischen verschiedenen Paaren von Eigenschaften sehr verschiedene Grade von Korrelation vorhanden sind. Ich behaupte, daß alle Abweichungen aller Individuen einer Rasse nach dem Gesetze des Zufalls kombiniert sind.“ Eingehende Analyse der einzelnen Individuen bei *Carabus*-rassen hat uns aber schon gezeigt, daß diese Behauptung nicht richtig ist. Die korrelativen Verhältnisse zwischen den Körperteilen schränken die Zufälligkeit der Kombination der Merkmale bei einem einzelnen Individuum ein.

#### IV. Unterschiede in dem Variationsmuster bei Arten und geographischen Rassen.

Bei den Messungen ignorieren wir immer, daß die Unterschiede zwischen den Merkmalen zweier geographischer Rassen oder Arten nicht (immer) nur einfache dimensionale Abweichungen sind, sondern auf komplizierteren inneren Gewebsänderungen beruhen können. An einem günstigen Merkmale will ich zeigen, welche Unterschiede in diesem Sinne zwischen Individuen, Rassen und Arten bestehen.

Auf dem zweiten Glied des Unterlippentasters treten bei den Caraben Borsten in verschiedener Zahl auf. In bezug auf die Zahl dieser Borsten zerfällt die ganze *Carabus*-Gattung in zwei Gruppen. Die erste Gruppe umfaßt die Arten, die mehr als zwei Borsten haben. Die zweite Gruppe besteht aus den Arten, bei denen die Zahl der Borsten immer gleich zwei ist. Zu der ersten Gruppe gehört z. B. *Carabus violaceus*, zu der zweiten *Carabus granulatus*. *Carabus cancellatus* gehört auch zu der zweiten Gruppe, doch ist die Borstenzahl bei dieser Art unbeständig: Sie variiert von 2 bis 6. Innerhalb verschiedener Rassen dieser Art ist die Zahl der Individuen, bei denen mehr als zwei Borsten vorkommen, verschieden. Bei der Zepče-Rasse findet sich dieses Merkmal ziemlich oft, bei der Hanau-Rasse seltener. Eine eingehende Untersuchung dieses Merkmals an vier Caraben-Gruppen, zwei Rassen von *C. cancellatus*, und je einer Rasse von *C. granulatus* und *C. violaceus* ergab folgende Resultate. Es wurden die Länge der Tasterglieder, die Borstenzahl und die Stellen, an denen die Borsten sich entwickeln, biometrisch analysiert. Die Verteilung der Borsten auf dem Tasterglied ist von besonderem Interesse. Eine graphische Darstellung davon ist auf Abb. 7 gegeben. Die Abszisse stellt die Länge des Gliedes dar, die für alle vier *Carabus*-Gruppen in gleichem Maßstabe (100 Maßeinheiten) gezeichnet ist. Jede der vier Kurven zeigt, wieviel Borsten auf der betr. Stelle des Gliedes bei den verschiedenen Gruppen vorkommen. Alle vier Kurven zeigen, daß bei allen vier Carabengruppen die Borsten fast auf der ganzen Länge des Gliedes entstehen können. Nur die beiden Endteile bleiben von den Borsten frei. Die Verteilung der Borsten ist aber nicht gleichmäßig. Drei Carabengruppen: Zepče-Rasse, Hanau-Rasse und *C. granulatus* zeigen eine im wesentlichen gleiche Verteilung: die Borsten entstehen am häufigsten an zwei Stellen des Gliedes. Doch fallen diese Stellen bei ihnen nicht zusammen. Die beiden Gipfel bei der Hanau-Rasse (punktiert umzogen) sind im Vergleich zu denen der Zepče-Rasse (ausgezogene Linie) etwas nach rechts verschoben. Die Entfernung zwischen den beiden Gipfeln bleibt aber unverändert. Die

beiden Gipfel bei *Car. granulatus* (punktierte Kurve) sind auch nach rechts verschoben, aber die Entfernung zwischen ihnen ist größer geworden.

Eine prinzipiell ganz andere Verteilung der Borsten stellt die vierte Kurve dar (unterbrochene Kurve). Die Borsten bei *Car. violaceus* sind gleichmäßiger verteilt. Nur der proximale Teil des Gliedes zeigt eine etwas höhere Zahl von Borsten; weiter nimmt die Borstenzahl allmählich bis zum distalen Teil des Gliedes ab.

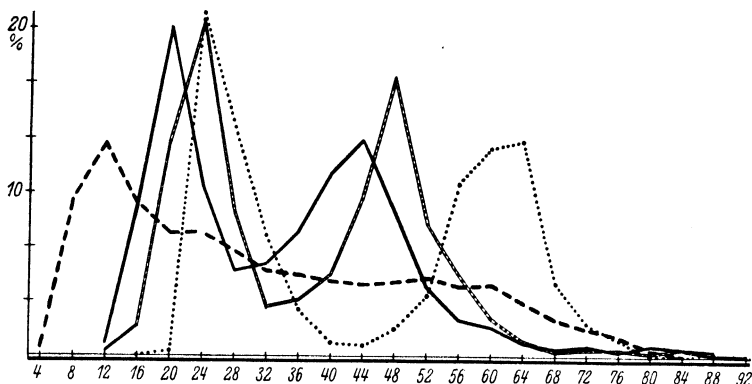


Abb. 7. Verteilung der Borsten am zweiten Glied des Unterlippentasters bei vier Carabengruppen: 1. Zepče-Rasse (ausgezogen), 2. Hanau-Rasse (umzogen-punktiert), 3. *Carabus granulatus* (punktiert) und 4. *Carabus violaceus* (unterbrochen). Die horizontale Achse stellt die Länge des Gliedes der vier Carabengruppen dar, die für alle vier Gruppen gleich 100 Maßeinheiten angenommen wurde. Die Ordinaten geben die Häufigkeit der Borstenentstehung an einzelnen Stellen des Gliedes an.

Abb. 7 zeigt also, daß, obwohl die Borsten fast auf der ganzen Länge des Gliedes entstehen können, einige Stellen besonders zur Borstenbildung neigen. Bei den vier untersuchten Carabengruppen sind diese Stellen verschieden lokalisiert. Durch Korrelationsuntersuchung der Borstenlage bei Individuen der Zepče-Rasse, Hanau-Rasse und des *Carabus granulatus*, die nur zwei Borsten haben, wurde gefunden, daß zwischen der Lage der ersten und zweiten Borste eine ziemlich hohe Korrelation besteht. Die Entfernung zwischen den Borsten verändert sich wenig. Die Gesetzmäßigkeit der parallelen Bewegung beider Borsten ist aber nicht absolut. In einigen Fällen und in bestimmten Grenzen können die Borsten unabhängig voneinander variieren. Die Variation der Borstenlage ist binomial und so stark, daß die extremen Varianten beider Borsten bei den drei Carabengruppen transgredieren. Bei jeder Gruppe der Caraben kann eine große Menge von Kombinationen aus zwei Borsten in bezug auf ihre Lage sich verwirklichen. Einige kommen selten vor, andere häufig. Nach der Häufigkeit geordnet, bilden sie eine

Reihe von Kombinationen, die die Gradation der Borstenentstehung an verschiedenen Stellen des Gliedes darstellen. Bei den drei untersuchten Carabengruppen sind diese Reihen von Borstenkombinationen verschieden. Wenn eine dritte oder vierte Borste entsteht, so tritt sie nicht zufällig an einer beliebigen Stelle auf, sondern ganz gesetzmäßig. Die Borstenkombination aus zwei, drei usw. Borsten folgt im allgemeinen der Gesetzmäßigkeit, die unter dem Namen „gerichtete Variabilität“ für Fleckenkombinationen auf den Elytren mancher Coccinelliden von mir bereits beschrieben wurde (ZARAPKIN 1930). Bei zwei geographischen Rassen des *Car. cancellatus* verläuft diese Erscheinung verschiedenartig, was auf Divergenz in der Gewebsstruktur des Tastergliedes hinweist. Also, die Unterschiede zwischen den meßbaren Merkmalen zweier geographischer Rassen oder Arten sind nicht nur einfache dimensionale Abweichungen, sondern mehr oder weniger komplizierte innere Gewebsänderungen. Die Unterschiede zwischen den Individuen eines und desselben Genotyps oder einer reinen Linie sind aber einfache dimensionale Fluktuationen. Die oben bestimmte Störung in der ursprünglichen Korrelation der Körperteile bei der Rassen- und Artdivergenz ist wahrscheinlich eine äußere Manifestierung der Änderung des Gewebsmusters.

### V. Indices und Konvergenzkoeffizienten.

Durch die Analyse der Abweichungsvariationen bestimmter Merkmale bei zwei Rassen oder Arten mit Hilfe der von uns etwas veränderten Methode von HEINCKE (wie wir sie oben durchgeführt haben) wird die Aufgabe dieser Untersuchung noch nicht ganz gelöst. Vor allem zeigt diese Methode nicht, wie stark die einzelnen Merkmale der Rassen bzw. Arten konvergieren oder divergieren. Die Indices der Tab. 1 ermöglichen diese Frage weiter zu prüfen. In der oben beschriebenen Untersuchung wurde sodann festgestellt, daß die Verwandtschaft zwischen Rassen und Arten nicht durch die absoluten Merkmalsunterschiede, sondern durch die Variation dieser Unterschiede bestimmt werden muß. Je geringer diese Variation ist, desto näher stehen zwei gegebene Gruppen zueinander und umgekehrt. Die Variation der Unterschiede zeigt schon, wie stark die Korrelation zwischen den Körperteilen einer Gruppe sich von der einer anderen Gruppe unterscheidet. Die Frage, wie stark die Merkmale von zwei systematischen Gruppen konvergieren, wollen wir durch die Korrelation zwischen den Geschlechts-, Rassen- und Artindices darstellen, um diesen Konvergenzgrad zahlenmäßig ausdrücken zu können. Solche Indices von einer

Reihe von Merkmalen geben auch eine gute Vorstellung über die Störung der Korrelation zwischen den Körperteilen in verschiedenen systematischen Gruppen. Wenn eine Reihe von Indices gleich 1 ist, bedeutet es, daß diese zwei Populationen vollkommen identisch sind. Sind die Indices größer oder kleiner als 1, variieren aber dabei schwach, so bedeutet das eine kleine Divergenz zwischen den beiden Populationen. Variieren die Indices aber sehr stark, abgesehen davon, ob sie wenig oder stark vom Verhältnis 1:1 abweichen, so bedeutet das eine starke Divergenz zwischen den beiden Gruppen. Alle diese Beziehungen zeigt Abb. 8, in der die Schwankungen der Rassen- und Artindices bei Weibchen der entsprechenden Gruppen dargestellt sind. Auf der Abszisse, die dem Verhältnis 1:1 zwischen den Merkmalen entspricht, sind 116 Merkmale der Zepče-Rasse angegeben. Auf der Ordinate ist eine Skala angebracht, die die Plus- und Minusabweichungen der Indices vom Verhältnis 1:1 angibt. Alle Merkmale sind ebenso gruppiert wie auf Abb. 2. Die Reihenfolge der Merkmale in jeder Abteilung der Abbildung entspricht der abnehmenden Größe des Indices zwischen der Hanau- und der Zepče-Rasse (ausgezogene Linie) einerseits und *Car. granulatus* und Zepče-Rasse andererseits (unterbrochene Linie). Abb. 9 gibt noch ein Beispiel für die Schwankung verschiedener Indices. Die ausgezogene Kurve zeigt die Variation der Geschlechtsindices bei der Zepče-Rasse. Hier sind die Durchschnittswerte von Merkmalen der Männchen durch die der Weibchen derselben Rasse dividiert ( $M\sigma:M\varphi$ ). Die punktierte Linie entspricht der Schwankung der Geschlechts-Rassenindices, die aus den Verhältnissen der männlichen Merkmale der Hanau-Rasse zu den entsprechenden weiblichen Merkmalen der Zepče Rasse erhalten wurden ( $\sigma_H:\varphi_Z$ ). Die unterbrochene Linie stellt die Variation der Indices dar, die die Merkmalsverhältnisse der Männchen vom *Car. granulatus* und Weibchen der Zepče-Rasse charakterisieren ( $\sigma_{gr}:\varphi_Z$ ). In dieser graphischen Darstellung sind also die Merkmale der drei Männchengruppen verglichen. Die erste Kurve, die die Schwankung der Geschlechtsindices bei der Zepče-Rasse darstellt, zeigt eine geringere Variation außer bei den vorderen Beinpaaren, bei denen die Fußglieder der Männchen sich sehr stark von denen der Weibchen unterscheiden. Die punktierte Kurve weist eine stärkere Schwankung auf, das bedeutet, daß die Divergenz zwischen zwei Rassen größer als zwischen zwei Geschlechtern der gleichen Rasse ist. Die dritte Kurve (unterbrochene Linie) zeigt den höchsten Grad der Schwankung, übereinstimmend mit der weiteren Entfernung zwischen den zwei Arten (*Carabus granulatus* und *Carabus concellatus*).



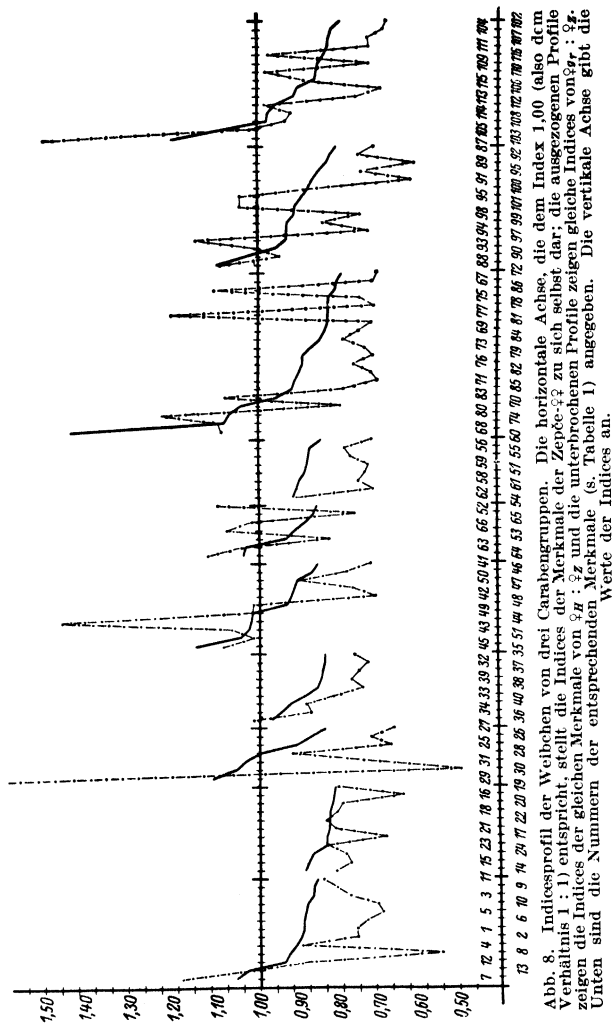


Abb. 8. Indicesprofil der Weibchen von drei Carabengruppen. Die horizontale Achse, die dem Index 1,00 (also dem Verhältnis 1 : 1) entspricht, stellt die Indices der Merkmale der Zepče-♀ zu sich selbst dar; die ausgezogenen Profile zeigen die Indices der gleichen Merkmale von ♀H : ♀Z und die unterbrochenen Profile zeigen gleiche Indices von ♂H : ♀Z. Unten sind die Nummern der entsprechenden Merkmale (s. Tabelle 1) angegeben. Die vertikale Achse gibt die Werte der Indices an.

Der allgemeine quantitative Ausdruck der obenerwähnten Beziehungen wurde durch die Korrelation zwischen je zwei von den verschiedenen Indexreihen dargestellt. Die erste Reihe besteht aus den Geschlechtsindices der Zepče-Rasse ( $\delta_Z : \varphi_Z$ ), die zweite aus den Indices, die die Verhältnisse der männlichen Merkmale der Hanau-Rasse zu den weiblichen Merkmalen der Zepče-Rasse darstellen ( $\delta_H : \varphi_Z$ ). Der Korrelationskoeffizient dieser zwei Indexreihen zeigt den Grad der Überein-

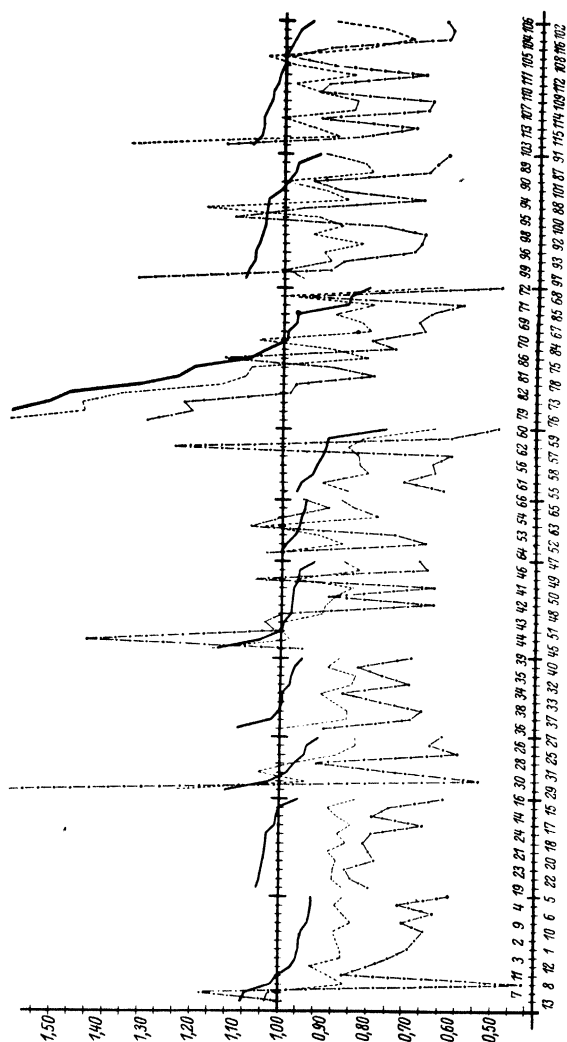


Abb. 9. Indicesprofil wie auf Abb. 8, nur für die Indices von Männchen der drei Carabengruppen zu Weibchen der Zepče-Rasse. Ausgezogen: ♂<sub>Z</sub> : ♀<sub>Z</sub>; punktiert: ♂<sub>H</sub> : ♀<sub>Z</sub>; unterbrochen: ♂<sub>gr</sub> : ♀<sub>Z</sub>.

stimmung der männlichen Merkmale von zwei verschiedenen Rassen. Anders ausgedrückt, sie zeigt, wie stark die Merkmale der Männchen von Zepče- und Hanau-Rasse konvergieren. Dieser Konvergenzkoeffizient, der aus der Korrelationstabelle 4 berechnet wurde, ist  $+0,81 \pm 0,027$ .

Derselbe Konvergenzkoeffizient zwischen den Merkmalen der zu zwei Arten gehörenden Männchen, der durch die Korrelation zwischen

Tabelle 4.

Korrelation zwischen den Indicesreihen  $\delta_Z : \varphi_Z$  und  $\delta_H : \varphi_Z$ . „Korrelationskoeffizient“ ist  $= +0,81 \pm 0,027$  und kann als „Konvergenzkoeffizient“ der Merkmale der Zepče- und Hanau-Rasse bezeichnet werden.

Indices  $\delta_Z : \varphi_Z$ 

		Indices $\delta_H : \varphi_H$																																								
		0,750	0,775	0,800	0,825	0,850	0,875	0,900	0,925	0,950	0,975	1,000	1,025	1,050	1,075	1,100	1,125	1,150	1,175	1,200	1,225	1,250	1,275	1,300	1,325	1,350	1,375	1,400	1,425	1,450	1,475	1,500	1,525	1,550	1,575	1,600	1,625	1,650	1,675			
0,625		1																																								1
0,650	1																																									1
0,675																																										1
0,700											1																															1
0,725																																										1
0,750									1																																	1
0,775			1						1																																	2
0,800				1				1	3	2				1	1																											9
0,825					3	4	2	2	2	4	3																															18
0,850					2	5	5	1	2	5																																20
0,875						2	2	2	2	3	2					1																										14
0,900							1	2	3	1	2	1																														10
0,925								1	1	1	1																															4
0,950									1							1																										2
0,975			1						1	1	3	1				2																										9
1,000										1	1	1				1																										4
1,025									1	1	1					1																										4
1,050										1																																1
1,075																																										1
1,100																																										1
1,125																	1																									2
1,150																		1																								2
1,175												1																														1
1,200																																										1
1,225																																										1
1,250																																										1
1,275																																										1
1,300																																										1
1,325																1																										1
1,350																																										1
1,375																																										1
1,400																																										1
1,425																																										1
1,450																																										1
1,475																																										1
1,500																																										1
1,525																																										1
1,550																																										1
1,575																																										1
																																										1
		1	1	1	1	1	6	12	20	16	15	17	4	7	1	2	—	1	1	—	1	—	1	—	1	—	1	—	1	—	1	—	1	—	1	—	1	—	1	—	1	112

den Indexreihen  $\delta_Z : \varphi_Z$  und  $\delta_{gr} : \varphi_Z$  festgestellt wurde, ist bedeutend niedriger:  $+0,502 \pm 0,047$ .

Die mit derselben Methode geprüften und zu zwei Rassen gehörenden Weibchen zeigen den Konvergenzkoeffizient  $+0,805 \pm 0,018$ , der dem entsprechenden Koeffizient der Männchen fast gleich ist.

Dieselbe Übereinstimmung sehen wir bei den Konvergenzkoeffizienten der zu zwei Arten gehörenden Weibchen. Die Korrelation zwischen den Indices  $\delta_{gr} : \varphi_{gr}$  und  $\delta_{gr} : \varphi_Z$  ist  $+0,531 \pm 0,044$  (Tab. 5).



Zum Schluß muß nochmals betont werden, daß die wesentlichsten Unterschiede zwischen den kleinen systematischen Gruppen nicht in den absoluten Abweichungen zwischen den Merkmalen, sondern in der Variation dieser Abweichungen bestehen. Deshalb darf die Bestimmung der Verwandtschaft zwischen verschiedenen Gruppen von Individuen oder der Zugehörigkeit einzelner Individuen zu einer systematischen Sippe sich nicht auf Durchschnittswerte oder absolute Unterschiede zwischen den Merkmalen stützen, sondern es müssen ihr die Standardabweichung der Merkmalsunterschiede und die Merkmalskorrelationen (Indiceskorrelationen) zugrunde gelegt werden.

## VI. Schlußbemerkungen.

Die gegenwärtige Genetik weist darauf hin, daß die Unterschiede zwischen geographischen Rassen bzw. Arten auf Veränderungen des Genotypus beruhen. Eine genetische Analyse von Rassen ist jedoch schwierig und kann nicht immer durchgeführt werden. Es ist leicht, die qualitativ erfaßbaren Merkmale, deren Vererbungsmechanismus meistens einfach ist, zu untersuchen. Oft sind aber die Unterschiede zwischen den Rassen und Arten nur quantitativ. Die große individuelle Variation derselben, welche sowohl von erblichen Faktoren wie auch von äußeren Bedingungen abhängt, erschwert immer die unmittelbare genetische Analyse. Deshalb sind wir gezwungen, phänotypische Methoden für die Art- und Rassenbestimmung zu suchen. Die von HEINCKE vertiefte gewöhnliche variationsstatistische Methode löst, wie wir es gesehen haben, die Aufgabe nur unvollkommen. Die Unvollkommenheit der HEINCKESchen Methode besteht darin, daß er das Individuum als zufällige Kombination der Rassenmerkmale betrachtet. Viele Merkmale des Individuums sind aber mehr oder weniger stark korrelativ verbunden und verändern sich unter der Einwirkung des äußeren Milieus in gleicher Richtung. Diese parallele Verschiebung vieler Merkmale des Individuums ruft eine große Schwankung der Summe der Quadr. der Abweichungen hervor und kann so zu Trugschlüssen führen. Um diese Fehlerquelle zu vermeiden, schlage ich vor, anstatt der Summe d. Quadr. d. Abw. die einfache Standardabweichung ( $\sigma$ ) zu gebrauchen, die vom obenerwähnten Fehler frei ist.

Bei einer rein phänotypischen Analyse ist es immer schwer zu bestimmen, welche Unterschiede zwischen den Rassen wesentlich (erblich) und welche zufällig (phänotypische Fluktuationen) sind. In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, solche Methoden zu finden, die in der Hauptsache das Wesentliche bei der Untersuchung geographischer

Rassen erfassen. Diese Methoden stützen sich deshalb nicht auf die absoluten Abweichungen der Merkmale zwischen zwei Arten oder Rassen, sondern auf die Schwankung dieser Abweichungen, die die Disproportionen in der Entwicklung verschiedener Körperteile bei verschiedenen Gruppen zeigen. Diese Disproportionen charakterisieren nämlich die wichtigsten Unterschiede zwischen den Rassen, die hauptsächlich auf genotypischer Divergenz beruhen müssen.

Das Prinzip der disproportionalen Entwicklung einzelner Körperteile und Organe bei verschiedenen systematischen Gruppen wurde in dieser Untersuchung in drei verschiedenen Richtungen geprüft, und alle drei haben dieselben Resultate ergeben. Diese drei Richtungen sind: 1. Die graphische Darstellung der Art- und Rassendivergenz, die auf Abb. 1 und 2 wiedergegeben ist und als Methode des Merkmalprofils bezeichnet werden kann. Eine Erweiterung dieser Methode ist die gewöhnliche biometrische Bearbeitung der Variation von Merkmalsabweichungen der gegebenen Sippe. Als allgemeines Maß dieser Variation kann die Standardabweichung ( $\sigma$ ) der Variationsreihe der Merkmalsabweichungen dienen.

2. Die zweite sehr fruchtbare Richtung der Art- und Rassenuntersuchung besteht in der eingehenden Analyse des Variationsmusters der einzelnen Merkmale. An dem zweiten Glied des Unterlippentasters habe ich gezeigt, daß für die Bestimmung der Rassen-, Art- und Gattungsdivergenz nicht die dimensional Unterschiede, sondern die Änderung des Musters wichtig ist. In diesem Fall nämlich ist es klar, daß die Abweichung der Muster desto stärker ist, je weiter die gegebenen Gruppen voneinander entfernt sind.

3. Die dritte Richtung der Rassen- und Artanalyse soll ein allgemeines zahlenmäßig ausdrückbares Maß für die Bestimmung des Konvergenzkoeffizienten zwischen zwei systematischen Gruppen ergeben. In der vorliegenden Untersuchung wurde gezeigt, daß die Korrelations-exponenten zwischen den Rassen- oder Artindices als solche Konvergenzkoeffizienten dienen können. Bei der Anwendung dieser dritten Methode der Rassen- und Artuntersuchung ist es auch möglich, die Merkmalsprofilmethode zu benutzen. Es handelt sich aber in diesem Fall nicht um Abweichungen der Merkmale einer Rasse vom Mittel der Standardgruppe, sondern um Abweichungen gewisser Merkmalsindices vom Verhältnis 1:1. Auf Abb. 8 und 9 ist diese graphische Methode dargestellt.

Die Vorstellung über die Bedeutung von quantitativen disproportionalen Merkmalverschiebungen für die Rassen- bzw. Artendivergenz wird durch eine Reihe experimenteller Untersuchungen verschiedener

Autoren bekräftigt. Vor allem sei hier die Selektionsanalyse an einem quantitativen Merkmal (Länge der Flügel) von *Drosophila funebris* aus einer wilden Population, die während mehrerer Generationen in strenger Inzucht von mir durchgeführt wurde, erwähnt. Zwei selektionierte Kulturen aus dieser Untersuchung (*A* große, *B* kleine Fliegen) wurden eingehend biometrisch analysiert, es wurde dabei besonders auf das Verhältnis zwischen verschiedenen Körperteilen geachtet. Die Ergebnisse dieser Analyse haben gezeigt, daß die Selektion eine starke Störung in den Körperproportionen hervorgerufen hat, so daß die zwei selektionierten Kulturen die Züge von zwei verschiedenen Konstitutionen in bezug auf ihren Körperbau zeigten (ZARAPKIN 1932).

Auch genetische Analysen verschiedener Tier- und Pflanzenrassen zeigen, daß nicht die dimensionalen Unterschiede zwischen den Rassen, sondern die disproportionalen Veränderungen in verschiedenen Körperteilen von großer Bedeutung sind (SUMNER 1932). Für die Rassen-diagnose sind auch Veränderungen des Variationsmusters, wie man sie bei Caraben in der Verteilung der Borsten am Lippentaster konstatieren konnte, besonders wichtig. Ein hervorragendes Beispiel in diesem Sinne stellen die geographischen Rassen der *Lymantria dispar* dar, die von R. GOLDSCHMIDT eingehend untersucht wurden. Außerdem betrifft hier die genotypische Divergenz verschiedener Rassen nicht nur die äußeren Merkmale, sondern auch die wichtigsten inneren Eigenschaften; diese führt zu abnormen Sexualitätsverhältnissen in manchen Rassenkreuzungen (GOLDSCHMIDT 1932).

Untersuchungen über die geographischen Rassen und Populationen von *Epilachna chrysomelina*, die in der genetischen Abteilung des Instituts für Hirnforschung seit einigen Jahren durchgeführt werden, können auch viele Beispiele der Änderung des Variationsmusters bei verschiedenen Rassen liefern (ZARAPKIN und TIMOFÉEFF-RESSOVSKY 1932).

Auf Grund aller oben erwähnten Bemerkungen und auch der Ergebnisse dieser Untersuchung können wir uns eine folgende Vorstellung über Art- bzw. Rassendivergenz bilden: 1. Die Divergenz zwischen geographischen Rassen ist eine Folge von Veränderungen im Genotyp. — 2. Diese Veränderungen rufen manchmal qualitativ verschiedene, auffallende Merkmale hervor, die den Systematikern für die Rassen- und Artbestimmung dienen. Meistens verursachen sie aber quantitative Störungen der Körperproportionen. In der Isolation können durch diese Störungen andere Typen des Körperbaus entstehen. — 3. Die quantitativen Veränderungen, die die ursprünglichen Proportionen der Körperteile stören, können von verschiedenen inneren Veränderungen

begleitet werden. — 4. Veränderungen in den Geschlechtsorganen verhindern oder erschweren die freie Kreuzung zwischen Individuen aus zwei diesbezüglich verschiedenen Tiergruppen und können dadurch Rassen- bzw. Artdivergenz fördern.

Zur Anwendung der in dieser Arbeit ausgearbeiteten Methoden muß gesagt werden, daß diese Methoden in vielen Fällen in der Tier- und Pflanzensystematik ebenso auch in der Anthropologie von Nutzen sein könnten. Wie aus dieser Arbeit hervorgeht, ist es notwendig, für die Analyse von Populationen, Rassen und Arten eine große Menge von Merkmalen (möglichst an allen Körperteilen und Organen) zu untersuchen. Die Geschlechter müssen getrennt analysiert werden. Einzelne Eigenschaften, Organe oder Körperteile müssen nicht nur gemessen und gezählt, sondern auch eingehend beschrieben werden. Besonders wichtig ist die Feststellung der Gerichtetheit der Variation einzelner Körperteile, wie es von mir in dieser Arbeit am zweiten Glied des Unterlippentasters gezeigt wurde. Die Methoden, die für diesen Zweck gebräuchlich sind, wurden von mir an anderen Stellen beschrieben (ZARAPKIN 1930, 1932, 1933). Mit Hilfe dieser Methoden kann man die Formvariationen verschiedener Organe (Methode der Formtendenzkurven) und die Variation des Musters (Farbenmuster oder Behaarungsmuster) analysieren. Analysen an verschiedenen Objekten haben gezeigt, daß genetisch verschiedene Populationen und Rassen sich vorwiegend in der Gerichtetheit des Form- oder Muster-variierens unterscheiden.

Die in dieser Arbeit beschriebenen Methoden lassen sich in drei Gruppen verteilen. 1. Die Methoden, die auf Schwankung der Merkmalsunterschiede beruhen (Profilmethode, Kurvenmethode und Standardabweichungsmethode der Merkmalsunterschiede). 2. Eingehende Analyse der Variation einzelner Merkmale und Organe (Methode der Formtendenzkurve und Gerichtetheit des Variierens der Merkmale = Musteranalyse). 3. Methode der Indices und Konvergenzkoeffizienten.

Jede einzelne Methode ist für die Lösung der Art- bzw. Rassenfragen ungenügend. Nur die Anwendung in jedem Einzelfall einer geeigneten Kombination mehrerer verschiedener Methoden wird uns der Lösung dieser Fragen näherbringen.

## VII. Zusammenfassung.

1. An drei Gruppen von Laufkäfern: zwei geographischen Rassen von *Car. cancellatus* und einer Rasse von *Car. granulatus* wurde in dieser Arbeit die Methode der Merkmalskombinationen (eine Modi-



fikation der HEINCKESchen Methode) geprüft. Die eingehende Analyse hat gezeigt, daß, obwohl diese Methode einen großen Vorteil im Vergleich zu der gewöhnlichen variationsstatistischen Analyse hat, sie in vielen Fällen doch noch mangelhaft ist und zu falschen Schlußfolgerungen führen kann. Der Fehler der HEINCKESchen Methode liegt in der Bestimmung der Merkmalsdivergenz zwischen zwei systematischen Gruppen durch die absoluten Merkmalsunterschiede, die sowohl durch Erbfaktoren wie auch durch äußere Bedingungen hervorgerufen werden können und deshalb die genetische Divergenz nicht klar genug zeigen.

2. Die HEINCKESche Methode kann auf zwei Wegen verbessert werden. Erstens, wie aus der Analyse der Merkmalsunterschiede hervorgeht, ist es korrekter, anstatt der Summe der Quadrate der Abweichungen die Standardabweichung ( $\sigma$ ), die aus der Variationsreihe der Merkmalsunterschiede berechnet werden soll, anzuwenden. Die Standardabweichung ist vom Mittelwert derselben Reihe unabhängig und zeigt nur die mittlere Variationsbreite einer bestimmten Eigenschaft. Zweitens ist es möglich, einen Koeffizienten für die Konvergenz zwischen den Merkmalen der untersuchten Gruppe zu bestimmen. In der vorliegenden Untersuchung wurde gezeigt, daß der Korrelationskoeffizient zwischen den Rassen- und Artindizes als Konvergenzkoeffizient dienen kann.

### VIII. Literatur.

1. Goldschmidt, R., 1932: Untersuchungen zur Genetik der geogr. Variation. III. Abschließendes über die Geschlechtsrassen von *Lymantia dispar*. Roux's Arch. f. Entwicklmech. d. Organismen. — 2. Heincke, 1898: Naturgeschichte des Herings. Abh. d. Seefische, 2. — 3. Johannsen, W., 1926: Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena, Fischer. — 4. Rensch, B., 1929: Das Prinzip geogr. Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin. — 5. Rensch, B., 1932: Über den Unterschied zwischen geogr. und individueller Variabilität und die Abgrenzung von der Ökologischen Variabilität. Arch. Naturgesch., N.F. 1. — 6. Sumner, F. B., 1932: Genetic, distributional and evolutionary studies of the subsp. of deer mice (*peromysc.*). Bibliograph. Genetica IX. — 7. Timoféeff-Ressovsky, N. W., 1931: Gerichtetes Variieren in der phänotypischen Manifestierung einiger Genovariationen von *Drosophila funebris*. Die Naturwiss., Bd. 19. — 8. Timoféeff-Ressovsky, N. W. u. S. R. Zarapkin, 1932: Zur Analyse der Formvariationen I. Eine graphische Darstellungsmethode der Abhängigkeit der Variabilität zweier Größen. Biol. Zentralbl., 52. — 9. Zarapkin, S. R., 1930, 1933: Über gerichtete Variabilität bei *Cocc.* I und II, IV. Ztschr. f. Morph. u. Ök., Bd. 17 u. 18 u. 27. — 10. Zarapkin, S. R., 1932: The analysis of body stature in *Drosophila*. Proceeding of the sixth International congress of Genetics, Ithaca, New-York, Vol. 2. — 11. Zarapkin, S. R. u. H. A. Timoféeff-Ressovsky, 1932: Zur Analyse der Formvariationen II. Einige Gesetzmäßigkeiten in der Variabilität der Fleckenform bei *Epilachna chrysomelina* F. Die Naturwiss., H. 22/24.

# Die Schlangengattung *Dendrelaphis* Boulenger in systematischer und zoogeographischer Beziehung, I.

Von  
**Robert Mertens.**

## Inhaltsverzeichnis.

Einleitung . . . . .	187
I. Die Herkunft und Ausbreitung der Gattung <i>Dendrelaphis</i> Boulenger	188
II. Was ist <i>Coluber boiga</i> La Cépède? . . . . .	193
III. Die Typen der Gattungen <i>Ahaetulla</i> Link und <i>Dendrophis</i> Fitzinger .	194
IV. Die Rassen von <i>Dendrelaphis pictus</i> (Gmelin) . . . . .	197
V. Die Unterschiede zwischen <i>Dendrelaphis pictus</i> (Gmelin) und <i>tristis</i> (Daudin) . . . . .	199
VI. Über einige papuanische <i>Dendrelaphis</i> -Formen . . . . .	202
Zusammenfassung . . . . .	203
Zitierte Literatur . . . . .	203

## Einleitung.

Trotz einer ganzen Reihe von Arbeiten über die Schlangengattungen *Ahaetulla*, *Dendrophis* und *Dendrelaphis*, die im Laufe der letzten Jahre erschienen sind, herrscht bedauerlicherweise sowohl über ihren nomenklatorischen Status wie über ihre Gliederung in Arten und Rassen eine recht beträchtliche Uneinigkeit im Kreise der Herpetologen. SCHMIDT (1927, S. 445) hat auf Anregung STEJNEGERS den Namen *Dendrophis* Fitzinger 1826 als Gattungsbezeichnung für die indo-australischen Glanznattern verworfen und durch *Ahaetulla* ersetzt. Leider ist aber versäumt worden, den Typus der Gattung *Ahaetulla* Link 1807 so zu fixieren, damit dieser bereits in eine Reihe wichtiger Arbeiten übergegangene Gattungsname tatsächlich für die indo-australischen Glanznattern erhalten bliebe. Denn durch die Typenbestimmung, die MEISE und HENNIG (1932, S. 296) für *Ahaetulla* bedauerlicherweise kürzlich vorgenommen haben, muß dieser Name einer ganz anderen Schlangengattung, nämlich *Passerita* bzw. *Dryophis*, zukommen.

Für die Systematik der beiden Schlangengattungen *Dendrophis* Fitzinger und *Dendrelaphis* Boulenger (im Sinne von BOULENGER 1894) ist nun vor allem die eben erwähnte Arbeit von MEISE und HENNIG wichtig. Diese beiden Autoren haben nämlich zum ersten Male den gewiß anerkennenswerten Versuch gemacht, die vielen als „Arten“ beschriebenen Formen dieser schönen Natterngruppe auf einige wenige Rassenkreise zu verteilen. Außerdem haben sie die Arten der beiden Gattungen *Dendrophis* und *Dendrelaphis* in einer Gattung vereinigt. Auch das bedeutet, im großen und ganzen betrachtet, einen Fortschritt gegenüber der früheren Auffassung; vor allem deswegen, weil dadurch die systematische Stellung einiger nahe verwandter Formen, die früher auf Grund ihrer Größenverhältnisse der Maxillarzähne als Vertreter von zwei verschiedenen Gattungen betrachtet wurden, nunmehr viel richtiger zum Ausdruck gebracht werden kann.

In der letzten Zeit habe ich ein verhältnismäßig großes Material dieser Nattern zu untersuchen Gelegenheit gehabt: 182 Exemplare, von denen sich 156 im Senckenberg-Museum in Frankfurt a. M. befinden. Viele Stücke habe ich im Sunda-Archipel selbst gesammelt und einige auch in Gefangenschaft längere Zeit beobachtet. Auf Grund dieses Materials möchte ich einige zoogeographische, systematische und nomenklatorische Bemerkungen über diese Schlangengruppe machen, wobei ich auch auf die Punkte ausführlicher eingehen werde, in denen ich mit den Ansichten MEISE und HENNIGS in ihrer zusammenfassenden Arbeit nicht oder nicht ganz übereinstimme. Im zweiten Teile, der noch nicht abgeschlossen ist, sollen später einige speziellere Fragen, insbesondere nach den einzelnen Rassen und ihren unterscheidenden Merkmalen, untersucht werden.

Für liebenswürdige Zusendung des Materials bin ich den Herren L. D. BRONGERSMA in Leiden und Prof. L. MÜLLER in München, für gütigst erteilte Auskunft den Herren Dr. W. MEISE in Dresden und Dr. M. SMITH in London zu bestem Danke verpflichtet.

### I. Die Herkunft und Ausbreitung der Gattung *Dendrelaphis* Boulenger.

MEISE und HENNIG unterscheiden insgesamt 26 Formen, die sie in 8 Arten gruppieren. Diese sind: *punctulatus*, *calligaster*, *caudolineatus*, *caudolineolatus*, *lineolatus*, *formosus*, *pictus* und *tristis*. Offenbar kann man auch *lineolatus* mit *punctulatus* in einem Rassenkreise vereinigen; denn der Unterschied in der Zahl der Maxillarzähne zwischen diesen beiden Vikarianten ist sehr gering (vgl. VI), so daß sich die Zahl

der Arten bzw. Rassenkreise in der Gattung *Dendrelaphis* — über die nomenklatorische Berechtigung dieses Namens vgl. S. 197 — auf 7 reduzieren würde. Vielleicht ist diese Zahl sogar noch weiter zu verringern, da der ceylanische *caudolineolatus* offenbar keine selbständige Species im Sinne der modernen Systematik repräsentiert. Zwar dürfte *caudolineolatus* — wie GÜNTHER (1869, S. 506) andeutete — in die Verwandtschaft von *caudolineatus* kaum gehören, sondern eher — wie ich vermuten möchte — den ceylanischen, durch 13 Schuppenreihen ausgezeichneten, stark aberranten Vertreter der *formosus*-Gruppe darstellen; insbesondere scheint *caudolineolatus* mit der südindischen *formosus*-Rasse (*grandoculis*) eine gewisse Ähnlichkeit aufzuweisen. Aber da im Augenblick von diesen Formen kein Material zur Verfügung steht, möge diese Frage offen bleiben und *caudolineolatus* zunächst als Species betrachtet werden.

Von den 7 vorhin erwähnten Arten gehören nun 5 dem Westen und 2 dem Osten des ausgedehnten, von *Dendrelaphis* bewohnten Areals an, das sich über zwei Faunenreiche, den Südosten des asiatischen Teiles der Arctogäa und den Norden der Notogäa, erstreckt. Die westlichen Arten sind: *tristis*, *caudolineatus*, *pictus*, *formosus* und *caudolineolatus*; die östlichen: *calligaster* und *punctulatus*. Selbst wenn wir eine der westlichen Arten, *caudolineolatus*, nicht als eigene Art betrachten, würden 4 westliche (indische bzw. indomalayische) Rassenkreise nur 2 östlichen (papuanischen bzw. papuanisch-australischen) gegenüberstehen. Von den 4 westlichen gehört *tristis* dem kontinentalen Süd-asien und Ceylon an; dem indoaustralischen Archipel fehlt diese Species, wo sie durch *caudolineatus* vertreten wird. Die letztere ist in einigen Rassen von Hinterindien über Sumatra, Borneo und Philippinen bis nach Nord-Celebes, Ternate, Batjan und Halmahera verbreitet, während sie dem zentralen südlichen Gebiete des Archipels (Java, Kleine Sunda-Inseln) fehlt. Der dritte Rassenkreis, *pictus*, ist von der gesamten Gruppe am weitesten verbreitet: sein Areal reicht von Vorderindien im Westen bis zu den Philippinen, Molukken, Misol (?), Wetar und Timor im Osten. Und der vierte, *formosus*, bewohnt in Süd-asien (südliches Vorderindien, Bengalen, Assam, Burma) und im westlichen Teile des indo-australischen Archipels (von der Malayischen Halbinsel bis zur Makassar- und Balistraße) zwei diskontinuierliche Areale; möglicherweise ist dazu auch der ceylanische *caudolineolatus* zu stellen, wie vorhin erwähnt worden ist. Was endlich die beiden östlichen Rassenkreise betrifft, so befindet sich ihr Verbreitungszentrum in Neuguinea; der eine (*calligaster*) ist nahezu auch auf allen

Eilanden in der Nähe Neuguineas (auch auf Aru, Kei und Timorlaut), auf dem Bismarck-Archipel, den Solomonen und den Santa Cruz-Inseln sowie auf der York-Halbinsel verbreitet; der andere dagegen (*punctulatus*) kommt außer auf Neuguinea und benachbarten Eilanden (Waiyeu, Misol, Aru, Fergusson usw.) auch im Bismarck-Archipel, auf den Palau-Inseln und im nördlichen und östlichen Australien vor.

Über den Ursprung der ganzen Gattung herrscht zur Zeit noch keine Klarheit. Ich glaube aber mit Sicherheit annehmen zu können, daß sie orientalischer, jedenfalls nicht australischer oder papuanischer Herkunft ist. Schon ihre stärkere Differenzierung im indischen Gebiete würde ja dafür sprechen. Diese Annahme erfährt aber vor allem eine wichtige Stütze in der Tatsache, daß die orientalischen Rassenkreise von *Dendrelaphis* altertümlichere Charakterzüge aufweisen als papuanische. Man kann nämlich (mit gewissen Einschränkungen, vgl. weiter unten) je nach der Zahl der Schuppenreihen unter den *Dendrelaphis*-Formen zwei Gruppen unterscheiden: Arten mit 15 und Arten mit 13 Schuppenreihen. Ganz zweifellos sind nun bei dieser Gattung 15 Schuppenreihen als ein primäres, 13 dagegen als ein sekundäres Merkmal zu betrachten. Denn Hand in Hand mit dem Übergang zum Baumleben und dem damit zusammenhängenden Schlankerwerden der Körperform erfolgt bei den Schlangen zumeist eine Reduktion der Schuppenreihen; man kann diese Erscheinung bei ganz verschiedenen, miteinander nicht näher verwandten Schlangengruppen beobachten. Daher müssen die *Dendrelaphis*-Formen mit 15 Schuppenreihen ihrer (vermutlich nicht baumbewohnenden) Stammform näher stehen als Formen mit 13 Reihen. Alle Rassenkreise, die sich durch 15 Schuppenreihen auszeichnen, also *tristis*, *pictus* und *formosus*, sind nun ihrer heutigen Verbreitung nach ausnahmslos orientalischer Herkunft; der indo-australische *caudolineatus* und die beiden rein papuanischen *calligaster* und *punctulatus* haben dagegen nur 13 Reihen.

Damit soll indessen keineswegs gesagt werden, daß etwa die arboricole Lebensweise bei *Dendrelaphis*-Formen mit 13 Schuppenreihen stärker ausgeprägt sei als bei Formen mit 15. Vielmehr dürfte diese geringe Differenz in der Anzahl der Schuppenreihen, ökologisch betrachtet, bedeutungslos sein. Immerhin sei darauf hingewiesen, daß auch bei den orientalischen Vertretern der Natterngattungen *Ptyas* und *Natrix* eine Verminderung in der Zahl der Schuppenreihen eintritt, je weiter man nach Osten geht; bei *Natrix* sinkt die für diese Gattung „typische“ Schuppenzahl 19–21 bei papuanisch-australischen Arten durchweg auf 15–17.

Aber auch in der Zeichnung scheinen die orientalischen Rassenkreise von *Dendrelaphis* altertümlichere Charakterzüge aufzuweisen als papuanische. Und zwar halte ich die markante Längsstreifen-Zeichnung, wie sie etwa die Nominatform von *pictus* hat, für ein altertümliches Merkmal, das im allgemeinen bei westlichen Formen stärker in Erscheinung tritt als bei östlichen. Auf dem Sundabogen zeigt schon *pictus* diese Tendenz recht deutlich: denn seine beiden östlichen Rassen *intermedius* (Sumbawa, Flores) und *inornatus* (Sumba, Timor), also im äußersten Südosten des Wohnraumes von *pictus*, haben nur geringe Spuren der ursprünglichen Zeichnung. Diese Reduktion der Längsstreifung ist ferner bei den Rassen von *caudolineatus* zu beobachten, je weiter man nach Osten geht: von den markanten Längsstreifen der westlichsten Rasse (*caudolineatus*) ist bei der östlichsten (*modestus*) so gut wie nichts erhalten geblieben. Betrachten wir schließlich die beiden papuanischen Rassenkreise, *calligaster* und *punctulatus*, so müssen wir feststellen, daß bei ihnen niemals eine so scharf ausgesprochene Längsstreifung auftritt wie bei den orientalischen Rassen; *punctulatus* hat z. B. in der am weitesten nach Südost vorgedrungenen Rasse überhaupt keine longitudinalen Streifen mehr.

Man wird also kaum fehl gehen, wenn man die Natterngruppe *Dendrelaphis* als orientalischen und nicht als papuanischen Ursprungs auffaßt. Im gesamten papuanisch-australischen Gebiete sind diese Nattern zweifellos als Immigranten zu betrachten, die dorthin möglicherweise auf miozänen Landverbindungen vorgedrungen sind; im Bereiche der Notogäa verhält sich die Gattung *Dendrelaphis* zu dem notogäischen Faunenelement ganz ähnlich wie die Gattungen *Natrix* und *Rana*. Vom orientalischen Gebiete dürfte auch die Stammform dieser Natterngruppe Afrika und — über die Nearktis? — vielleicht auch Südamerika, erreicht haben; denn die Ähnlichkeit gewisser äthiopischer und neotropischer Natterngattungen mit *Dendrelaphis* beruht sicherlich nicht nur auf Konvergenz, sondern bis zu einem gewissen Grade auch auf Blutsverwandtschaft.

Nach unserer Auffassung würden die beiden östlichen Rassenkreise von *Dendrelaphis*, *calligaster* und *punctulatus*, als Derivate der indischen Stämme zu betrachten sein. Und zwar ist *calligaster* meines Erachtens nichts anderes als ein Abkömmling von *pictus*, zu dem er schon rein habituell weit größere Beziehungen aufweist als zu dem ganz anders gestalteten *caudolineatus* (mit dem *calligaster* von MEISE und HENNIG in Beziehung gebracht wird). Was aber *punctulatus* betrifft, so hat sich dieser Rassenkreis entweder frühzeitig von der *calligaster*-Urform ab-

gespalten; oder aber — darauf weisen seine Dimensionen sowie gewisse Färbungseigentümlichkeiten hin — es handelt sich um einen Vikarianten von *caudolineatus*; im letzteren Falle würde sich *punctulatus* an die östlichste *caudolineatus*-Rasse (*modestus*) anschließen. Auf jeden Fall glaube ich nicht — im Gegensatz zu der Auffassung MEISES und HENNIGS —, daß die westlichen Formen dieser Natterngruppe unter sich und die östlichen ebenfalls unter sich näher verwandt sind. Die Verbreitung der einzelnen Rassenkreise sowie die Ausbildung ihrer Merkmale deuten vielmehr darauf hin, daß Ausbreitung und Differenzierung der *Dendrelaphis*-Rassenkreise von West nach Ost erfolgt ist, d. h., daß die östlichen Arten von westlichen abstammen.

Offenbar umfaßt die Gattung *Dendrelaphis* 3 Grundstämme, die als „*tristis*“, „*pictus*“ und „*formosus*“ bezeichnet seien. Zu dem ersteren gehören, außer dem eigentlichen *tristis* noch *caudolineatus* (und vielleicht *punctulatus*); von diesem Grundstamm mit ursprünglich 15 Schuppenreihen hat sich also offenbar im östlichen Teile des Wohngebietes durch Reduktion der Schuppenreihen auf 13 der Rassenkreis *caudolineatus* (und möglicherweise auch *punctulatus*) abgezweigt. Ein ganz ähnlich ausgedehntes Areal — von Vorderindien bis zur Inselwelt östlich von Neuguinea — bewohnt auch der Grundstamm „*pictus*“. Wie schon vorhin erwähnt, gehört dazu, außer *pictus*, vermutlich auch *calligaster*; letzterer verdankt im Osten des Verbreitungsgebietes seine Entstehung wiederum der Reduktion der Schuppenreihen auf 13. Es liegen hier also die gleichen Verhältnisse vor wie bei dem Grundstamm „*tristis*“. Und was schließlich den letzten Grundstamm „*formosus*“ betrifft, so umfaßt er eigentlich nur die eine Species, *formosus*, die sich in 2 bis 3 Rassen gliedern läßt; vielleicht ist aber dazu auch der ceylanische *caudolineolatus* zu stellen, wie eingangs bemerkt worden ist. Diese Form, die sich vor *formosus* durch 13 Schuppenreihen auszeichnet, kommt im äußersten Südwesten des Wohnraumes von diesem Grundstamm vor. Es ist übrigens recht bemerkenswert, daß die Reduktion auf 13 Schuppenreihen sich nicht nur im ganzen östlichen Randgebiete des Wohnareals von *Dendrelaphis* manifestiert, sondern daß eine leichte Tendenz dazu auch im äußersten Südwesten (*caudolineolatus*) und im Norden zum Ausdruck kommt. Denn die *biloreatus*-Form (einschließlich *gorei*), die in Ober-Burma und Assam bis Darjeeling lebt und die MEISE und HENNIG als Rasse zu *caudolineatus* stellen, ist — wie auch aus der hohen Zahl der Subcaudalia hervorgeht — wohl eher als eine durch 13 Schuppenreihen ausgezeichnete Form von *tristis* aufzufassen, wenn nicht als eigene Species. Daß man die Zahl der Schuppenreihen

als systematisches Merkmal bei der Abgrenzung von Rassenkreisen bei *Dendrelaphis* überhaupt nicht überschätzen darf, erhellt auch daraus, daß die Schuppenzahlen gelegentlich einer rein individuellen Variabilität unterworfen sein können: so erwähnt WALL (1921, S. 229) ein Exemplar von *Dendrelaphis tristis* mit nur 13 statt 15 Schuppenreihen.

Zur Unterscheidung der 7 hier erwähnten Arten (bzw. Rassenkreise) sei folgender Bestimmungsschlüssel aufgestellt. Er trägt allerdings teilweise einen provisorischen Charakter, da über die systematische Stellung mehrerer Formen zur Zeit noch keine Klarheit herrscht.

1. Vertebrale Schuppenreihe mehr oder weniger deutlich vergrößert . . . . . 2  
    Vertebrale Schuppenreihe nicht vergrößert . . . . . *caudolineatus*.
2. Vertebrale Schuppenreihe erst einige mm oder selbst cm vom hinteren Parietalrand entfernt völlig kontinuierlich verlaufend und meist plötzlich größer werdend . . . . . 3  
    Vertebrale Schuppenreihe unmittelbar vom distalen Endpunkte der Parietaliaht völlig kontinuierlich verlaufend und allmählich größer werdend  
    . . . . . *tristis*.
3. Schuppen in 15 Reihen . . . . . 4  
    Schuppen in 13 Reihen . . . . . 5
4. Horizontaler Augendurchmesser  $2\frac{1}{2}$ -3mal so groß wie der Abstand des unteren Augenrandes von der Mundspalte; 19-26 Maxillarzähne . . . . . *pictus*.  
    Horizontaler Augendurchmesser  $3\frac{1}{2}$ -4mal so groß wie der Abstand des unteren Augenrandes von der Mundspalte; 26-32 Maxillarzähne . . . . . *formosus*.
5. Kopfseitenstreifen vorhanden; Gesamtlänge selten 150 cm, meist 130 cm nicht überschreitend . . . . . 6  
    Kopfseitenstreifen fehlt oder höchstens durch schwarze Schilderränder angedeutet; Gesamtlänge bis über 180 cm . . . . . *punctulatus*.
6. 20-26 Maxillarzähne . . . . . *calligaster*.  
    28-33 Maxillarzähne . . . . . *caudolineolatus*.

## II. Was ist *Coluber boiga* La Cépède?

An Stelle des altbekannten Artnamens *pictus* Gmelin hat SCHMIDT (1927, S. 445) auf Anregung STEJNEGERS den Namen *boiga* La Cépède eingeführt. MEISE und HENNIG (1932, S. 289) stellen aber fest, daß LA CÉPÈDE (1789, Tabl. méth. S. 102, Text S. 223) unter seinem *Coluber boiga* „deutlich *Dryophis prasinus* Boie“ beschrieben hätte. Leider haben nun die beiden letzteren Verfasser versäumt, das berühmte Werk LA CÉPÈDES im Original einzusehen und haben sich mit der BECHSTEINSCHEN Übersetzung (1801) begnügt. Ein Blick auf die Tafel XI bei S. 223 des LA CÉPÈDESCHEN Werkes genügt aber, um sich zu überzeugen, daß „Le Boiga“ LA CÉPÈDES mit einer *Dryophis* nichts zu tun hat; denn auf der Tafel ist eine Natter dargestellt, deren Zeichnung aufs beste mit *Dendrelaphis pictus* übereinstimmt, keinesfalls



aber mit irgendeiner *Dryophis*. Aus der Beschreibung, die LA CÉPÈDE gibt, geht ferner mit aller Deutlichkeit hervor, daß seine Natter einen metallischen Glanz auf dem Schuppenkleide hat, der bei *Dryophis* — im lebenden wie konservierten Zustande — niemals in Erscheinung tritt. Daß aber die von LA CÉPÈDE beschriebene und abgebildete Natter in der Tat kein *Dryophis prasinus* sein kann, geht vor allem aus den Ventralia- und Subcaudalia-Zahlen hervor, die LA CÉPÈDE für seinen *Coluber boiga* anführt: *V*—166, *Sc*—128. Bei *Dryophis prasinus* beträgt nämlich die Variationsbreite der *V*-Zahlen 194–235, der *Sc*-Zahlen 151–207; diese Zahlen sind also erheblich höher als die von LA CÉPÈDE genannten. Dagegen schwanken bei *pictus* die *V*-Zahlen zwischen 151 und 204, die *Sc*-Zahlen zwischen 122 und 174; die Zahl der Bauch- und Schwanzschilder von *Coluber boiga* fällt also in die Variationsbreite von *pictus*. Die LA CÉPÈDESche Natter kann also ohne weiteres mit *Dendrelaphis pictus* identifiziert werden, wie es ja auch SCHMIDT bzw. STEJNEGER (a. a. O.) getan haben. Beide Art-namen, *Coluber boiga* La Cépède und *Coluber pictus* Gmelin, sind nun im gleichen Jahre — 1789 — erschienen. Daher stimme ich mit SMITH (1930, S. 51) überein, daß kein zwingender Grund zur Änderung des alt-eingebürgerten Namens *pictus* in *boiga* besteht. — In einer nach Fertigstellung vorliegender Arbeit erschienenen Publikation vertritt STEJNEGER (1933, S. 201) die Ansicht, daß bei der Entscheidung dieser Frage SCHMIDT (1927) als erster revidierender Autor zu gelten hätte. Ich vermag mich diesem in keiner Weise anzuschließen: denn SCHMIDT hat ja dem Namen *boiga* nur deswegen den Vorzug gegeben, weil STEJNEGER (wie dieser ausdrücklich a. a. O. zugibt) der irr tümlichen Ansicht war, daß *boiga* eine eindeutige Priorität vor *pictus* hätte. Eine derartige „Revision“, die von einer irigen Voraussetzung ausgeht, kann aber natürlich niemals entscheidend sein.

### III. Die Typen der Gattungen *Ahaetulla* Link und *Dendrophis* Fitzinger.

Die Gattung *Ahaetulla* Link (1807, S. 73) enthält 2 Arten: *A. fasciata* Bechst. Nat. 3, S. 425 und *A. mycterizans* Bechst. Nat. 4, S. 47. *Ahaetulla mycterizans* Link bezieht sich auf LA CÉPÈDES „La Nazique“ (= *Coluber nasutus* La Cépède), ist also nicht identisch mit *Coluber mycterizans* Linné (= *Dryophis xanthozonia* Boie). Die von LINK an erster Stelle genannte *Ahaetulla fasciata* halten dagegen MEISE und HENNIG (1932, S. 296) für unbestimmbar; leider gehen sie dabei von der irigen Voraussetzung aus, daß die Ahaetull-Natter BECHSTEINS,

auf die sich LINK bezieht, ein *Dryophis prasinus* sei und daher mit *A. fasciata* Link nicht übereinstimmen könne; vielmehr müßte diese letztere Natter ihrer Ansicht nach entweder ein *Leptophis ahaetulla* oder aber ein *Dendrophis pictus* sein.

Daß die LA CÉPÈDESche „Ahaetull-Natter“ (*Coluber boiga*) mit *Dryophis prasinus* nichts zu tun hat, sondern ganz zweifellos mit *Dendrelaphis pictus* identifiziert werden muß, wurde im vorigen Abschnitt gezeigt. Und genau das gleiche gilt für die von LINK als *Ahaetulla fasciata* erwähnte BECHSTEINSche Ahaetull-Natter, deren Beschreibung ja im allgemeinen nichts anderes ist als eine — vor allem durch mehrere Literaturzitate ergänzte — Übersetzung des LA CÉPÈDESchen Originals. Auch treten die V- und Sc-Zahlen (170 bzw. 128), die BECHSTEIN (1801, S. 429) für seine Ahaetull-Natter anführt, bei *Dryophis prasinus* niemals auf. In Übereinstimmung damit ist auch die Abbildung BECHSTEINS (Taf. XXVII, fig. 2) eine — allerdings recht mangelhafte — Kopie des LA CÉPÈDESchen Bildes auf Taf. XI seines Werkes: während nämlich auf dem letzteren deutlich zu sehen ist, daß *Coluber boiga* auf jeder Seite zwei schwarze Längslinien hat, die oben und unten ein helles Längsband umsäumen (wie gerade bei der Nominatrasse von *pictus*), ist im BECHSTEINSchen Werke nur eine solche Linie zur Darstellung gebracht. Somit ist also die BECHSTEINSche Ahaetull-Natter nur auf *Dendrelaphis pictus* zu beziehen, da sie ja ganz eindeutig auf *Coluber boiga* La Cépède begründet ist; und daher kann auch *Ahaetulla fasciata* Link mit keiner anderen Natter als mit *Dendrelaphis pictus* identifiziert werden. — Ganz unmöglich ist es übrigens, die von BECHSTEIN und von LA CÉPÈDE abgebildete Natter auf *Leptophis ahaetulla* Linné zu beziehen, da diese Schlange eine völlig andere Zeichnung hat.

Nun haben MEISE und HENNIG leider nicht *Ahaetulla fasciata* als Typ von *Ahaetulla* Link fixiert, sondern *A. mycterizans*. Hätten sie die erste Species zum Typ gewählt, so wäre das im Interesse der nomenklatorischen Stabilität sehr zu begrüßen gewesen, da ja der Gattungsname *Ahaetulla* Link, seit der vorhin erwähnten Bemerkung SCHMIDTS, die auf STEJNEGER zurückgeht, bereits von mehreren Herpetologen übernommen worden ist. Da sie indessen die Art *mycterizans* als Typus von *Ahaetulla* bezeichnet haben, muß *Ahaetulla* Link an Stelle von *Passerita* Gray (= *Dryophis* Fitzinger) gebraucht werden. Eine ältere Typenfixierung von *Ahaetulla* Link ist nämlich nicht erfolgt, so daß die eben erwähnte laut Art. 30g des „Codex“ anzuerkennen ist.

Was den Typus des Gattungsnamens *Dendrophis* Fitzinger betrifft, den dieser einem Manuskript H. BOIES entnommen hat, so erwähnen

MEISE und HENNIG (1932, S. 273, 297) auf Grund einer Angabe im „Nomenclator Generum“, daß es sich hier nur um einen neuen Namen für *Ahaetulla* Gray 1825 handle; somit wären diese beiden Gattungsnamen als gleichbedeutend aufzufassen. Diese Ansicht ist nicht richtig, da beide ganz verschiedene Genotypen haben. Der Typus von *Ahaetulla* Gray ist *Coluber decorus* Shaw (= *pictus* Gmelin; SMITH 1930, S. 51). Im Gegensatz dazu ist der Typus von *Dendrophis* Fitzinger *Coluber ahaetulla* Linné. Denn FITZINGER (1826a, S. 884) erwähnt zum erstenmal *Dendrophis* als eine monotypische Gattung, die zwar nicht näher gekennzeichnet wird, für die aber ausdrücklich die Art *Coluber ahaetulla* Linné genannt ist. Wie früher gezeigt wurde (MERTENS und MÜLLER 1929, S. 302), ist es in hohem Maße wahrscheinlich, daß die eben erwähnte FITZINGERSche Veröffentlichung in der „Isis“ früher erschienen ist als seine „Classification“ (1826b, nicht 1825 wie MEISE und HENNIG angeben). Aber auch hier macht FITZINGER, nachdem er eine kurze Diagnose für *Dendrophis* gegeben hat, die wichtige Bemerkung (S. 30): „Hierdurch entstanden BOIES Gattungen *Dendrophis* (*Ahaetulla* Gray) aus LINNÉ'S *Coluber Ahaetulla* . . .“ Es ist also ganz klar, daß hiermit wiederum ein deutlicher Hinweis auf den wahren Typus der Gattung *Dendrophis* (für die hier außer *D. ahaetulla* noch die beiden Arten *decorus* und *pelias* angeführt werden) gegeben ist. Und in völliger Übereinstimmung damit hat auch F. BOIE ein Jahr später (1827, S. 520) als Typus von *Dendrophis* ausdrücklich *Coluber ahaetulla* Linné (eine Art, die ursprünglich in der GRAYSchen Gattung *Ahaetulla* gar nicht enthalten war) angegeben. Ganz klar ist also, daß die spätere Genotypfixierung FITZINGERS (1843), der *pictus* zur typischen Art von *Dendrophis* gewählt hat, bedeutungslos ist.

Aus diesen Ausführungen erhellt, daß *Dendrophis* Fitzinger 1826 und *Dendrophis* F. Boie 1827 keinesfalls verschieden gedeutet werden dürfen: denn der Name *Dendrophis* stammt ja bei beiden Autoren nicht von ihnen selbst, sondern ist von beiden dem gleichen (übrigens niemals veröffentlichten) Manuskript „Erpétologie de Java“ H. BOIES, eines Bruders von F. BOIE, entnommen, und nichts spricht dafür, daß H. BOIE seine Gattung *Dendrophis* nur als einen neuen Namen für *Ahaetulla* Gray aufgestellt hätte. Der Hinweis auf die Gattung *Ahaetulla* Gray in der oben zitierten Stelle rührt von FITZINGER her und muß in seiner Bedeutung zurücktreten gegenüber der wichtigen Tatsache, daß die Gattung *Dendrophis* in der — höchstwahrscheinlich ersten — Veröffentlichung (FITZINGER 1826a) monotypisch war sowie gegenüber dem eindeutigen Hinweis in der zweiten Publikation

(FITZINGER 1826b) auf diejenige Art, auf die auch H. BOIE seine Gattung *Dendrophis* begründet hatte. Somit kann als Typus von *Dendrophis* — in völliger Übereinstimmung mit dem „Codex“ — keine andere Schlange gelten als *Coluber ahaetulla* Linné. Da nun diese Natter identisch ist mit *Leptophis liocercus* Wied, stellt *Dendrophis* Fitzinger ein klares Synonym des neotropischen Genus *Leptophis* Bell 1825 dar und kann daher als Gattungsbezeichnung für die hier behandelte altweltliche Natterngruppe nicht in Betracht kommen (vgl. auch SMITH 1930, S. 51).

Da also weder die Namen *Ahaetulla* Link noch *Dendrophis* Fitzinger für die hier in Rede stehende Natterngattung verfügbar sind, muß für diese Gruppe auf den Gattungsnamen *Dendrelaphis* Boulenger 1890, mit dem Typ *caudolineatus*, zurückgegriffen werden. Allerdings kommt diese Gattungsbezeichnung nur dann in Betracht, wenn man die Arten dieser Gattung mit denen von *Dendrophis* Fitzinger (im Sinne BOULENGERS 1894) nach dem Vorgang MEISES und HENNIGS in einem Genus vereinigt. Daß zumindest eine Art von *Dendrelaphis*, nämlich *inornatus*, von „*Dendrophis*“ generisch nicht verschieden ist, steht fest. Das gleiche ist ferner noch für einige andere Formen anzunehmen, da das Größenverhältnis der Maxillarzähne, auf die der Gattungsunterschied begründet wurde, offenbar recht variabel ist. Daher erscheint es vorläufig in der Tat am zweckmäßigsten, wenn man sich MEISE und HENNIG anschließt und alle Formen in einer Gattung zusammenfaßt, zumindest solange, bis eine detaillierte Untersuchung ihrer morphologischen Merkmale — außer der Bezahnung wären vor allem auch die Begattungsorgane zu berücksichtigen — erfolgt ist. Für eine Verteilung der im ersten Abschnitt besprochenen Rassenkreise von *Dendrelaphis* auf zwei Untergattungen oder Sektionen — so steht z. B. *caudolineatus*, also der Typus der Gattung, schon in seiner äußeren Erscheinung zu den meisten übrigen Arten in einem gewissen Gegensatz — sei für *Dendrophis* (im Sinne von BOULENGER 1894) als nomen novum *Tachyophis*, mit dem Typus *Coluber pictus* Gmelin, aufgestellt.

#### IV. Die Rassen von *Dendrelaphis pictus* (Gmelin).

Innerhalb dieses Rassenkreises vermag ich nicht mehr als 5 Unterarten zu unterscheiden. Von *Dendrelaphis pictus cyanochloris* (Wall) habe ich bisher nur ein Exemplar selbst untersuchen können; ich betrachte diese Form vorläufig nicht als geographische Rasse, da es sich hier offenbar nur um eine in bestimmten Gebieten (ich kenne sie z. B. von Padang, Sumatra) mehr oder minder häufig auftretende

Mutation handelt, wie das auch für die so auffällige *striata*-Form bekannt ist.

a) *Dendrelaphis pictus pictus* (Gmelin). — Die Nominatrasse bewohnt das gesamte Verbreitungsareal des Rassenkreises mit Ausnahme Ceylons, der Andamanen und der Kleinen Sunda-Inseln östlich der Alas-Straße. Auf den Molukken geht aber diese Rasse merkwürdigerweise im Osten bis Ceram, woher mehrere ganz typische Stücke in einigen Sammlungen vorhanden sind. Die beiden Ceram-Exemplare des Dresdener Museums mit schwarz gerandeten Schuppen, kaum verbreiterter Vertebralreihe, wenig ausgeprägter Bänderung und einem breiten schwarzen Subcaudalstreifen, die MEISE und HENNIG (1932, S. 290) erwähnen, erwiesen sich allerdings bei einer erneuten Nachprüfung, laut brieflicher Mitteilung des Herrn Kollegen MEISE, als *Chrysopelea rhodopleuron*. Bemerkenswert ist, daß *Dendrelaphis pictus* in manchen Gebieten zu einer gewissen Variabilität der Färbung und Zeichnung neigt, in anderen wieder sich sehr konstant verhält; so tritt z. B. die *striata*-Variation auf Sumatra und Nias auf, während sie auf Java, woher ich ein großes *pictus*-Material im Laufe der Jahre in Händen gehabt habe, offenbar fehlt.

Von bemerkenswerteren Fundorten dieser Natter, die ich in der Literatur erwähnt fand und zu denen ich die Belegstücke selbst nachprüfen konnte, seien hier folgende zwei kurz erörtert. BOETTGER (1889, S. 302) erwähnt ein *pictus*-Exemplar von Madras im Besitze des Senckenberg-Museums. Außer diesem Stück fand ich in der gleichen Sammlung noch ein zweites, gleichfalls von Madras stammendes und von TH. KOLB eingeschicktes Exemplar, das von BOETTGER ebenfalls als *pictus* bestimmt wurde. In Wirklichkeit gehören aber beide Exemplare, wie eine Nachuntersuchung ergab, nicht zu *pictus*, sondern zu *tristis*. — Ferner wird ein junges *pictus*-Stück von STERNFELD (1916, S. 168) für Oshima (Riukiu) genannt; hier handelt es sich in der Tat um einen sicheren *pictus* (mit 1 + 1 Temporalia). Da jedoch *Dendrelaphis pictus* sonst auf den Riukiu-Inseln nicht gefunden wurde und das vorliegende Exemplar, das sich im Besitze des Senckenberg-Museums befindet, bei einem Händler des Zoologischen Instituts in Tokio gekauft worden ist, glaube ich annehmen zu dürfen, daß die Angabe seines Fundortes auf einem Irrtum beruht.

b) *Dendrelaphis pictus bifrenalis* (Boulenger). — Von der Nominatform durch 2 Lorealia und Reduktion der schwarzen Längslinien an den Körperseiten verschieden. Ceylon, vielleicht auch Südindien (Travancore).

c) *Dendrelaphis pictus andamanensis* (Anderson). — Diese Rasse zeichnet sich gegenüber der Nominatform durch eine Tendenz zum Melanismus aus, indem die Grundfarbe dunkler (braungrün bis grün) ist, der helle Seitenstreifen fehlt und auf der vorderen Körperhälfte eine schwarze Schrägzeichnung auftritt; auch sind die Subcaudalia dunkel gesäumt. Andamanen.

d) *Dendrelaphis pictus intermedius* (Mertens). — Bei der *intermedius*-Form fehlen die beiden schwarzen Seitenlinien der Nominatform völlig, während der helle, gelbliche stets vorhanden ist; die Grundfarbe ist mattolivgrün, nicht glänzend erzbraun wie bei der Nominatrasse. Sumbawa und Flores; vermutlich auch Komodo.

e) *Dendrelaphis pictus inornatus* Boulenger. — Von der vorigen Form durch das Fehlen auch des gelblichen Längsstreifens an den Körperseiten verschieden. Sumba, Savu, Samao, Timor; vermutlich gehören zu dieser Rasse auch die Populationen von Rotti, Alor und Wetar.

Von der Richtigkeit der Auffassung MEISES und HENNIGS, daß *Dendrelaphis inornatus* nichts anders ist als eine Rasse von *pictus* (obwohl beide von BOULENGER in zwei verschiedene Gattungen eingereiht waren!), habe ich mich selbst überzeugt. Mit *inornatus* halte ich die von SMITH von Timor beschriebene *timorensis*-Rasse für identisch. Ein junges Stück von Sumba (Mao Marroe, W. DAMMERMAN coll., Mus. Amsterdam) ist nicht zu unterscheiden von zwei Exemplaren der Zoologischen Staatssammlung in München, die von der Südküste Timors (B. HANIEL coll.) stammen. Auch zwei adulte Exemplare von der Insel Samao bei Timor (S. MÜLLER und MACKLOT coll., Mus. Leiden) stimmen damit vollständig überein. Um sicher zu sein, bat ich Herrn Dr. M. SMITH um Nachprüfung der *inornatus*- und *timorensis*-Typen; er teilte mir mit, daß bei beiden die hinteren Maxillarzähne größer als die vorderen sind; ferner, daß die vertebrale Schuppenreihe bei beiden in gleicher Weise vergrößert ist; endlich, daß bei beiden die äußerste Reihe der Dorsalschuppen die gleiche Färbung wie die Ventralia aufweist. Bei *intermedius* verläuft dagegen auf der äußeren Dorsalschuppenreihe eine schmale gelbliche Längslinie, die nach der Bauchseite zu von der dort leicht nachgedunkelten (olivgrünen) Färbung der Ventralschilder abgesetzt ist.

## V. Die Unterschiede zwischen *Dendrelaphis pictus* (Gmelin) und *tristis* (Daudin).

Nach unseren bisherigen Ausführungen kann es keinem Zweifel unterliegen, daß *Dendrelaphis pictus* und *D. tristis* zwei völlig ver-

schiedene Rassenkreise darstellen. Da jedoch MEISE und HENNIG (1932, S. 292) die Ähnlichkeit zwischen *pictus* und *tristis* so erheblich finden, daß sie die Vermutung äußern, „die Art *D. tristis* sei nur eine an einigen Stellen ausschließlich vorkommende Variante von *pictus*“, soll hier auf die unterscheidenden Merkmale zwischen diesen beiden distinkten Arten kurz eingegangen werden. Bei flüchtiger Betrachtung erscheinen die Unterschiede zwischen *pictus* und *tristis* in der Tat nicht besonders stark ausgeprägt; trotzdem kenne ich kein Stück, bei dem man im Zweifel sein könnte, ob es zu *pictus* oder zu *tristis* gehöre. Auch in ihrer Lebensweise scheinen sich beide Formen — ich habe beide sowohl in ihrem Freileben kennen gelernt als auch im Terrarium beobachtet — verschieden zu verhalten. Hier sei nun vor allem auf folgende Unterschiede kurz hingewiesen.

a) Größe. Durchschnittlich ist die Größe von *tristis* bedeutender als von *pictus*. Zwar sind die Maximalmaße für beide Formen annähernd die gleichen: BOULENGER (1894, S. 88) gibt die Totallänge von *tristis* mit 1310 mm an, während das größte von mir gemessene *pictus*-Stück (der *intermedius*-Rasse von Sumbawa) sogar 1343 mm lang ist. Aber im allgemeinen habe ich immer gefunden, daß die Nominatform von *pictus* die Länge von 1 m selten überschreitet, während ich über 1 m lange *tristis*-Stücke wiederholt gesehen habe.

b) Habitus. In seiner äußeren Erscheinung zeichnet sich *pictus* durch eine größere Schlankheit aus als *tristis*; *pictus* ist zumeist deutlich dünner als *tristis*.

c) Zähne. Während die hinteren Maxillarzähne bei *pictus* in den meisten Fällen deutlich verlängert sind, ist das bei *tristis* nicht der Fall. Außerdem ist der Größenunterschied zwischen den vorderen und hinteren Mandibularzähnen bei *tristis* auffälliger als bei *pictus*, bei dem die hinteren nur wenig länger sind als die vorderen. Schließlich ist auch die Zahl der Maxillarzähne bei *pictus* durchschnittlich höher als bei *tristis*: sie schwankt bei *pictus* zwischen 19 und 26, bei *tristis* dagegen nur zwischen 17 und 22.

d) Vertebrale Schuppenreihe. Diese verhält sich bei beiden Formen sehr verschieden (vgl. auch Bestimmungsschlüssel auf S. 193). Während nämlich bei *pictus* der kontinuierliche Verlauf der Vertebralreihe auf der Nuchalregion, eine kurze Strecke hinter dem hinteren Parietalarande, beginnt und die Vergrößerung der Vertebraleschuppen ganz unvermittelt, gleichsam durch Verschmelzung von zwei Nuchalschuppen, auftritt, zeigt *tristis* in der Regel ganz andere Verhältnisse: die vertebrale Schuppenreihe verläuft schon völlig kontinuierlich vom

hinteren Parietaliarande ab, d. h. vom distalen Ende der Parietalnaht, und die Verbreiterung der Schuppen erfolgt ganz allmählich. Außerdem sind die Vertebraleschuppen bei *tristis* in den meisten Fällen nicht so stark verbreitert wie bei *pictus*. Das abweichende Verhalten der vertebralen Schuppenreihe scheint ein wichtiges unterscheidendes Merkmal zwischen den beiden Rassenkreisen zu repräsentieren, da ich es auch bei ganz aberranten Exemplaren deutlich ausgeprägt fand.

e) Subcaudalia. Während die Ventralia-Zahlen bei beiden Formen annähernd die gleichen sind (*tristis*: 163–205; *pictus*: 151–204), ist die Zahl der Subcaudalia bei *tristis* im Durchschnitt geringer als bei *pictus*. Ihre Variationsbreite beträgt bei *tristis*: 105–150; bei *pictus* dagegen: 122–174.

f) Färbung und Zeichnung. Die helle gelbe Vertebrallinie, die auf dem Nacken und Vorderrücken vieler *tristis*-Individuen auftritt, fehlt bei dem Rassenkreis *pictus* immer. Auch der kleine gelbe Parietal-fleck, der bei *tristis* sehr häufig vorhanden ist, wird bei *pictus* niemals beobachtet. Dafür kommt die markante schwarze Längsstreifung der Nominatrasse von *pictus* in einer derartigen Ausprägung bei *tristis* niemals vor; namentlich die untere dunkle Längslinie ist zumeist verloschen oder fehlend. Auch die helle, gelbe Seitenlinie, die bei dem echten *pictus* so auffällig ist, tritt bei *tristis* weit weniger deutlich in Erscheinung. Die Zwischenschuppenhaut auf der vorderen Rumpfhälfte ist wieder bei *tristis* im allgemeinen lebhafter blau gefärbt als bei *pictus* und zeigt zuweilen einen leichten violetten Ton, den ich bei *pictus* niemals festgestellt habe. Diese Färbungsunterschiede gehen allerdings bei konserviertem Material verloren.

g) Verhalten. Im Freien wie im Terrarium fielen alle von mir beobachteten *pictus*-Exemplare durch eine größere Behendigkeit und scheueres Wesen auf als *tristis*. Doch sei zugegeben, daß dieser ethologische Unterschied vielleicht nur individueller oder lokaler Natur ist, da ich von beiden Formen nur eine verhältnismäßig geringe Zahl von Individuen längere Zeit zu beobachten Gelegenheit hatte.

Schließlich wäre noch zu bemerken, daß *tristis* wie *pictus* in einigen Gebieten und vermutlich auch in bestimmten Biotopen nebeneinander vorkommen, ohne die geringste Neigung zu haben, sich zu vermischen. Daß ich geneigt bin, diese beiden Nattern nicht nur für zwei selbständige Rassenkreise zu halten, sondern sogar als Vertreter von zwei verschiedenen „Grundstämmen“ der ganzen *Dendrelaphis*-Gruppe aufzufasse, wurde schon im zoogeographischen Abschnitt erwähnt.



Eine Terra typica für *Dendrelaphis tristis* geben MEISE und HENNIG nicht an; als solche hat aber Haiderabad zu gelten. Daß die *taprobanensis*-Form WALLS von *Dendrelaphis tristis* ein nomen nudum sei, wie die gleichen Verfasser meinen, beruht natürlich auf einem Irrtum. Einen systematischen Status dürfte indessen diese Form nicht haben, da die Ceylon-Stücke mit südindischen identisch zu sein scheinen.

## VI. Über einige papuanische *Dendrelaphis*-Formen.

a) *Dendrelaphis caudolineatus modestus* Boulenger und *Dendrelaphis calligaster schlenckeri* Ogilby. Für *Dendrelaphis caudolineatus modestus* geben MEISE und HENNIG (1932, S. 279) 191 bis 193 Ventralia und 114 Subcaudalia an. Die Variationsbreite dieser Schilderzahlen ist aber bei *modestus* weit erheblicher: schon BOETTGER (1900, S. 359, 360) hat nämlich für diese Form 182–193 Ventralia und 114–127 Subcaudalia festgestellt, wie ich das auch bei dem mir im Augenblick vorliegendem Material bestätigt fand. Somit tritt der gegenüber *Dendrelaphis calligaster schlenckeri* von MEISE und HENNIG hervorgehobene Unterschied auf Grund dieser Merkmale nur sehr wenig in Erscheinung. Doch läßt sich *modestus* offenbar durch seinen plumperen Habitus, etwas kleineres Auge, die nicht deutlich vergrößerten Schuppen der Vertebralreihe, den fehlenden oder jedenfalls sehr undeutlichen Kopfseitenstreifen, die mehr grünliche, immer ungefleckte Bauchseite von *schlenckeri* unterscheiden. Als Autor der letzteren Form hat übrigens OGILBY (1898, S. 361) zu gelten, nicht MACLEAY, wie MEISE und HENNIG angeben.

b) *Dendrelaphis punctulatus* (Gray) und *Dendrelaphis lineolatus* (Jacquinot und Guichenot). Wie schon im zoogeographischen Kapitel hervorgehoben wurde, neige ich zur Ansicht, daß *Dendrelaphis punctulatus* und *lineolatus* in einem Rassenkreise zusammenzufassen sind. Als unterscheidende Merkmale werden gewöhnlich für *punctulatus* 24–26, für *lineolatus* dagegen 27–32 Maxillarzähne angegeben. Bei zwei mir von den Aru-Inseln vorliegenden *lineolatus*-Stücken finde ich 27–29 Maxillarzähne, bei zwei *punctulatus*-Exemplaren von Nordaustralien 25–26. Auch die übrigen Unterschiede (in der Regel etwas größeres Auge und etwas weniger Ventralia bei *lineolatus*) sind so wenig durchgreifend, daß es mir richtiger erscheint, die beiden auch in der äußeren Erscheinung so ähnlichen Nattern, die sich zudem noch geographisch vertreten, nicht als zwei Arten, sondern als einen Rassenkreis zu betrachten, der mit dem ältesten Namen, *Den-*

*drelaphis punctulatus*, zu bezeichnen wäre. Er läßt sich dann in folgende drei Rassen gliedern:

*D. p. punctulatus* (Gray). Nord- und Ost-Australien.

*D. p. lineolatus* (Jacquinot und Guichenot). Neuguinea mit benachbarten Eilanden; Neu-Britannien, Aru-Inseln.

*D. p. striolatus* (Peters). Palau-Inseln.

### Zusammenfassung.

1. Die von BOULENGER (1890, 1894) auf 2 Gattungen, *Dendrophis* Fitzinger und *Dendrelaphis* Boulenger, verteilten Natternarten sind am zweckmäßigsten in Übereinstimmung mit MEISE und HENNIG (1932) in einer Gattung zu vereinigen. Innerhalb dieser Gattung lassen sich 7 Arten bzw. Rassenkreise unterscheiden, die offenbar auf drei Grundstämme („*tristis*“, „*pictus*“ und „*formosus*“) zurückzuführen sind.

2. Von diesen Rassenkreisen sind ihrer Herkunft nach 5 als westlich, 2 dagegen als östlich zu bezeichnen. Da die beiden östlichen (papuanischen) in der Beschupung wie in der Zeichnung fortschrittlichere Merkmale zeigen als die westlichen (indischen und indo-malayischen) und als Derivate der letzteren zu betrachten sind, kann angenommen werden, daß die ganze Natterngruppe orientalischen und nicht papuanischen Ursprungs ist.

3. Der Typus von *Dendrophis* Fitzinger 1826 ist *Coluber ahaetulla* Linné; daher ist dieser Name ein Synonym zu *Leptophis* Bell 1825. Da ferner *Ahaetulla* Gray 1825 (Typus: *Coluber decorus* Shaw) durch *Ahaetulla* Link 1807 (Typus: *A. mycterizans* Link = *Coluber nasutus* La Cépède) präokkupiert ist, muß für die hier behandelte Schlangengruppe der Gattungsname *Dendrelaphis* Boulenger 1890 (Typus: *Ahaetulla caudolineata* Gray) gebraucht werden. Für eine Verteilung der Arten auf 2 Untergattungen wird als neuer Name für *Dendrophis* (im Sinne von BOULENGER 1894) *Tachyophis* mit dem Typus *Coluber pictus* Gmelin aufgestellt.

4. *Coluber boiga* La Cépède ist keine *Passerita prasina*, sondern mit größter Wahrscheinlichkeit die unter dem Namen *Dendrophis pictus* allbekannte Natter. Es besteht jedoch keine Notwendigkeit, diesen im gleichen Jahre (1789) veröffentlichten Artnamen in *boiga* abzuändern.

5. Es kann kein Zweifel darüber herrschen, daß *Dendrelaphis tristis* und *pictus* zwei wohl differenzierte Rassenkreise repräsentieren. Auf keinen Fall ist *tristis* als eine Variante von *pictus* zu betrachten, wie MEISE und HENNIG vermuten.

6. *Dendrelaphis inornatus* stellt nichts anderes als eine Rasse von *pictus* dar; mit *inornatus* ist *timorensis* identisch. Der papuanische *lineolatus* ist nur als Rasse von *punctulatus* aufzufassen.

### Zitierte Literatur.

- Bechstein, J. M., 1801: De La Cépèdes Naturgeschichte der Amphibien, 3. Weimar. — Boettger, O., 1889: Herpetologische Miscellen. Ber. Senck. Nat. Ges. 1888/9, S. 267–316. — 1900: Die Reptilien und Batrachier. Ergebn. Zool. Forschungsreise Kükenthal. Abh. Senck. Nat. Ges. 25, S. 321–402, 3 Taf. — Bole, F., 1827: Bemerkungen über Merrems Versuch eines Systems der Amphibien. Isis 20, S. 508–566. — Boulenger, G. A., 1890: Reptilia and Batrachia.

The fauna of British India including Ceylon and Burma. London. — 1894: Catalogue of the Snakes, 2. London. — **Fitzinger, L. J.**, 1826a: Critische Bemerkungen über J. Waglers Schlangenwerk. Isis 19, S. 881-909. — 1826b: Neue Classification der Reptilien. Wien. — 1843. Systema Reptilium. Wien. — **Gray, J. E.**, 1825: A synopsis of the genera of reptiles and amphibia, with description of some new species. Ann. Philos. 10 (n. s.), S. 193-217. — **La Cépède, de:** 1789: Histoire naturelle des quadrupèdes ovipares et des serpens, 2. Paris. — **Link, H. F.**, 1807: Beschreibung der Naturalien-Sammlung der Universität zu Rostock, Abt. 2. — **Meise, W. u. W. Hennig**, 1932: Die Schlangengattung *Dendrophis*. Zool. Anz. 99, S. 273-297, 8 Karten. — **Mertens, R. u. L. Müller**, 1929: Zur Nomenklatur einiger Eidechsen und Schlangen Europas. Zool. Anz. 84, S. 295-302. — **Ogilby, J. D.**, 1898: Contributions to a knowledge of the fauna of British New Guinea II. Ophidia. P. Linn. Soc. N. S. Wales 23, S. 359 bis 363, Abb. — **Schmidt, K. P.**, 1927: The reptiles of Hainan. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 54, S. 395-465, 17 Abb., 1 Taf. — **Smith, M.**, 1930: The reptilia and amphibia of the Malay peninsula. Bull. Raffles Mus. Nr. 3. — **Stejneger, L.**, 1933: The ophidian generic names *Ahaetulla* and *Dendrophis*. Copeia 1933, S. 199-203. — **Sternfeld, R.**, 1916: Reptilien und Amphibien aus Japan und von den Riukiu. Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde Berlin 1916, S. 164-173. — **Wall, F.**, 1921: *Ophidia taprobanica*. Colombo.

# Die Metamorphose der Ceratopogonidae (Dipt.).

Ein Beitrag zur Morphologie, Systematik. Ökologie und Biologie  
der Jugendstadien dieser Dipterenfamilie.

Von

Karl Mayer.

(Aus der Hydrobiologischen Anstalt der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft zu Plön.)

Mit 93 Textabbildungen.

## Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung . . . . .	205
II. Morphologie . . . . .	209
Genuinae . . . . .	211
Intermediae . . . . .	220
Vermiformes . . . . .	228
Musciformes . . . . .	255
III. Systematik und Bestimmungstabellen . . . . .	257
IV. Ökologische Verteilung . . . . .	266
V. Biologie der Jugendstadien . . . . .	280
VI. Zusammenfassung . . . . .	287

## I. Einleitung.

In seiner zusammenfassenden Arbeit „Chironomiden-Metamorphosen“ hat THIENEMANN alles zusammengetragen, was bis dahin über die *Ceratopogonidae intermediae* und *vermiformes* bekannt war. Da diese Arbeit nur Bestimmungstabelle sein sollte, beschränkte sie sich im wesentlichen auf die bibliographischen Angaben. Morphologische Beschreibungen waren nur soweit gegeben, als sie für eine Bestimmung notwendig sind. Nun hatten schon CARTER, INGRAM und MACFIE bei ihren jahrelangen Untersuchungen in den Tropen eine genaue morphologische Bearbeitung der Metamorphosestadien vorgenommen, wie sie bisher nur von Culiciden bekannt ist. Nur stand ihnen nicht Material genug zur Verfügung, um ein System der Ceratopogoniden aufstellen zu können. Nach diesen beiden grundlegenden Arbeiten des letzten Jahrzehnts häuften sich in der Literatur Metamorphosebeschreibungen, da durch verschiedene Arbeiten, wie ich sie kürzlich zusammengestellt habe (MAYER 1933c), nachgewiesen wurde, daß die Ceratopogoniden neben ihrer rein wissenschaftlich-biologischen noch eine wirtschaftlich-praktische Bedeutung erlangt haben, die sich nicht allein auf die Imagines beschränkt. Während diese auf dem Gebiet der Hygiene einen nicht unwesent-

lichen Faktor darstellen, sind die Larven in der Fischereibiologie von nicht zu unterschätzender Bedeutung. In einem Fall sind sie auch als Schädlinge in Ananasplantagen (JOHANNSEN 1927) bekannt.

In dieser Arbeit wurde die Kenntnis der Metamorphose nach den von CARTER, INGRAM und MACFIE gegebenen Richtlinien ausgebaut. Hierbei zeigte sich, daß dies nur auf Grund eines so reichhaltigen Materials geschehen konnte, wie es gerade die Sammlung Professor THIENEMANNS enthält. Hinzu kam noch Material, das mir von vielen Seiten bereitwilligst zur Verfügung gestellt worden ist. Hierfür danke ich nochmals den Herren: Prof. JOHANNSEN-Ithaka, Prof. REMANE-Kiel, Prof. ZAVREL-Brünn, Privatdozenten Dr. LENZ-Plön, Dr. EDWARDS-London, Dr. GOETGHEBUER-Gent, Dr. v. ZILAH-Tihany, SCHMIDT-Königsberg und SICK-Kiel.

Naturngemäß konnten die aus der Literatur bekannten Metamorphosebeschreibungen auf Grund ihrer unvollständigen Angaben nur bedingt zugeordnet werden. Aber durch sie wurde ich gerade veranlaßt, einen Überblick über die ökologische Verteilung dieser Dipterenfamilie zusammenzustellen.

Daß ich mich hier nur auf eine genauere Bearbeitung der „*Intermediae*“ und „*Vermiformes*“ beschränkte, ergab sich aus einer z. Z. im Druck befindlichen Arbeit LENZ' über die „Metamorphose der Heleidae“, in der die „*Genuinae*“ einer genaueren morphologisch-systematischen Bearbeitung unterzogen wurden.

Was den Aufbau vorliegender Arbeit anlangt, so wurde bei der morphologischen Beschreibung neuer Metamorphosen die Fundortsangabe hinzugefügt.

Diese Arbeit wurde unter Anleitung Prof. Dr. A. THIENEMANNS in der Hydrobiologischen Anstalt der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft in Plön angefertigt. Ihm bin ich vor allem für das wohlwollende Interesse und die stetige Hilfsbereitschaft, die sich besonders bei mehrtägigen Exkursionen zeigte, zu großem Dank verpflichtet, da die Arbeit erst durch sein reichhaltiges Material, seine Zuchtnotizen und die von ihm gesammelte Literatur ermöglicht wurde. Sodann gilt mein besonderer Dank Herrn Privatdozenten Dr. LENZ, der mit stetem Interesse und erfahrener Rat, insbesondere bei der systematischen Bearbeitung, meine Arbeit förderte. Ferner danke ich Herrn Dr. Utermöhl für mancherlei Anleitung bei Untersuchung und Bestimmung des im Darminhalt befindlichen Phytoplanktons. Ebenfalls an dieser Stelle gestatte ich mir, Herrn Dr. GOETGHEBUER-Gent für die mühevolle Determination der Images und einige nomenklatorische Ratschläge, sowie den Herren Prof. JOHANNSEN-Ithaka und Dr. EDWARDS vom Britischen Museum in London für ihre Vorschläge betreffs der Gruppierung der *Ceratopogonidae* meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Auch danke ich Herrn Privatdozenten Dr. WASMUND für einige Literaturangaben, auf die er mich freundlichst aufmerksam machte. Ferner danke ich meinen Mitarbeitern, den Herren Dr. A. GROTE, Dr. H. NABER und Dr. W. OHLE für mancherlei Hilfe, sowie Frl. M. KARGER-Berlin für die Aufzucht des dort gesammelten Materials.

### Methodik.

Um einen genauen Überblick über die Systematik zu erhalten, ist es notwendig, sicher identifizierte Metamorphosestadien zu besitzen. Bei der Durchsicht der Literatur ergibt sich, daß in den meisten Fällen nur die Angaben über die Puppenstadien absolut genau sind. Das hat seinen Grund vor allem in der Schwierigkeit der Aufzucht.

Bringt man nämlich mehrere Metamorphosestadien in eine Zuchtschale, so ist nicht festzustellen, welchen Larventypen entsprechende Puppentypen beizurechnen sind. Dies ist hier um so schwerer, als sich die einzelnen Larventypen nur hinsichtlich ihres Pharyngealskeletts wesentlich voneinander unterscheiden. Zudem bleibt die Larvenexuvie in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nicht an der Puppe hängen. Daher entschied ich mich für die allerdings mühselige Einzelzucht, die wohl als erste CARTER, INGRAM, MACFIE (1920/21) bei ihren sehr eingehenden Studien über tropische Ceratopogoniden angewandt haben. Die Mortalität ist bei der Einzelzucht natürlicherweise bedeutend größer als in Sammelzuchten. Leider war es nicht möglich, einen Vergleich zwischen beiden zu bringen, da die Zahl in Sammelzuchten nicht festgestellt worden ist. Als kurzen Überblick folgendes: von 271 Einzelzuchten schieden 107 aus, da die Larven oder Puppen eingingen. Die Sterblichkeit der Metamorphosestadien ist also in den Zuchten mit ca. 40% anzusetzen. Hierbei zeigt sich, daß die *Intermediae* am widerstandsfähigsten sind, wie folgende Tabelle ergibt:

Zuchten	Genuinae	Intermediae	Vermiformes	
			<i>Culicoides</i> -Gruppe	<i>Bezzia</i> -Gruppe
Angesetzt . . .	23	36	35	177
Eingegangen . .	7	3	21	76
Prozentsatz . .	30,4%	8,3%	60%	42,9%

Die Zuchten wurden in kleinen, runden Glaszylindern von 3 cm Durchmesser und 5 cm Höhe angesetzt (MAYER 1933c). Dieses Format erweist sich aus später noch anzuführenden Gründen als das praktischste. In diese Gläser wurde für die *Genuinae*-, *Intermediae*- und *Culicoides*-Gruppe feuchtes Filtrierpapier gelegt. Auf dieses wurde die Larve mit einem geringen Teil des Substrates gebracht, auf dem sie gefangen worden war. Bei der Zucht der *Bezzia*-Gruppe wurde auf das Filtrierpapier eine 0,5–1 cm hohe Schicht Leitungswasser gebracht, das einige Algenfäden enthielt. Mit Ausnahme der *Genuinae* wurden alle Larven mit Piscidin gefüttert. Die Angabe des Futtermittels verdanke ich einer Mitteilung Prof. MARTINIS-Hamburg, dem an dieser Stelle dafür gedankt sei. Die Glasgefäße wurden mit Korkstopfen gut abgeschlossen. Diese wurden jedoch täglich abgenommen und die Gefäße gut gelüftet (durchgeblasen).

Hatte sich die Larve verpuppt, so wurde sofort nach der Larvenexuvie gesucht. Diese ist am einfachsten bei den *Vermiformes* zu finden, da sie im Wasser zwischen den Algen schön ausgestreckt schwimmt. Bei *Culicoides* und den *Intermediae* war es häufig unmöglich, sie wiederzufinden, da sie sich zusammenballt und daher zwischen dem Substrat schlecht zu finden ist. Man kann es als Glück bezeichnen, wenn man noch den Larvenkopf wiederfindet. Schon aus diesem Grunde sind kleine Zuchtgefäße vorzuziehen. Bei einigen *Genuinae* bleibt die Larvenexuvie an der Puppe hängen, so daß sie hier leicht wiederzufinden ist.

Nach dem Schlüpfen der Imago wurde die Puppenexuvie ebenfalls in Alkohol fixiert; die Imago wurde noch 1–2 Tage im Gläschen leben gelassen, damit sie sich verfärbt und die Flügel erhärten. Die Imagines der *Bezzia*-Gruppe wurden aus den ersten Zuchtgläsern in andere überführt, in denen sich nur wenig feuchtes Filtrierpapier befand.

Am schwierigsten ist es, von den Metamorphosestadien die zugehörige Eigruppe zu erhalten. Der Versuch, die Metamorphose aus dem Laich zu ziehen, wurde wegen der langen Zeitdauer aufgegeben, da viele Genera einen Zyklus von einem Jahr durchmachen. Dann wurde versucht, gezogene Imagines zur Eiablage zu bringen. Über die Schwierigkeiten wurde schon an anderer Stelle berichtet (MAYER 1933c), da die Imagines einen entsprechenden fakultativen oder obligatorischen Gast brauchen, an dem sie saugen. So ist es mir nicht gelungen, *Culicoides* zum Stechen zu bringen, wie auch SAUNDERS (1924) angibt, obwohl die betreffende Species im Freien den Menschen sticht. In zwei Fällen konnte nur eine Eiablage in vitro erreicht werden. Einfacher scheint die von MUNSTER-JHELM u. a. m. angegebene Methodik zu sein, nach der reife Imagines gefangen wurden und in Zuchtgefäße gebracht wurden. Hier ist die Wahrscheinlichkeit größer, daß die Blutentnahme und Copula stattgefunden hat. In der Tat ist auch so die größte Menge von Laichablagen erhalten worden. Als großen Zufall kann man wohl das Beobachten der Laichablage im Freien bezeichnen. Bei den Species der Genera *Johannsenomyia* und *Dicrobezzia* ist wohl eine Laichablage im Zuchtglas als aussichtslos anzusehen, da die Eiablage während des Fluges stattfindet.

Als Konservierungsmittel für alle Metamorphosestadien wurde 96proz. Alkohol genommen. Allerdings ist Alkohol für Laich nicht zu empfehlen, da dieser zu stark schrumpft. Er wurde aus diesem Grunde frisch präpariert.

Um bei der Untersuchung der Larven ein genaues Habitusbild zu erhalten, empfiehlt es sich, vor der Zucht einige Larven in Alkohol zu konservieren, da an der Larvenexuvie nur der Kopf und evtl. noch das Analsegment deutlich zu erkennen sind, was allerdings genügt, um das vor der Zucht konservierte Material einer bestimmten Species zuzuordnen. Die Larven werden auf ihren Habitus und ihre Zeichnung im Wasser, oder besser in Karbolsäure (CARTER, INGRAM, MACFIE 1920/21) untersucht. Meistens läßt sich hierbei schon das für die Identifikation wichtige Pharyngealskelett einigermaßen erkennen und mit demjenigen der Larvenexuvie vergleichen. Zur genaueren Analyse der Mundwerkzeuge ist es bei vielen Species nötig, die Chitinhülle des Kopfes zu bleichen. Hierfür wurde Kaliumchlorat etwas Salzsäure zugesetzt, bis sich freies Chlor entwickelte (nach P. MAYER aus SCHOENICHEN, Praktikum der Insektenkunde 1921). Dann wurde 96proz. Alkohol hinzugefügt. Diese Flüssigkeit ist neu anzusetzen, wenn sie farblos geworden ist, und die Chitinteile nicht genügend entfärbt sein sollten. — Um einen Überblick über das Pharyngealskelett zu erhalten, wird der Kopf der Exuvie mit Nadeln auseinandergerissen, wobei es dann meist herausfällt. Zur genaueren Analyse des Pharyngealskeletts lassen sich allerdings nur Larven, nicht Exuvien, benutzen. Die Larven wurden in 1 Teil Wasser und 1 Teil konzentrierter KOH 1–2 Stunden in den Thermostaten bei 80° gestellt, bis nur noch die Chitinhüllen vorhanden waren. Darauf wurden die Larven entwässert und in alkoholischer Kongorotlösung gefärbt und dann, nach Durchführen der Alkohol-Xylolreihe in Kanadabalsam eingebettet. So war es möglich, ausgezeichnete Präparate des Pharyngealskelettes zu erhalten. Bei Anwendung dieser Methode lassen sich auch das sonst schwer sichtbare Labium und andere Teile der Mundwerkzeuge deutlich erkennen. Erst mit dieser, allerdings sehr umständlichen Methodik hat man die Möglichkeit, eine genaue Determination der Larven vorzunehmen.

Für die Bestimmung der Puppen eignen sich nur Häute. Die Untersuchung wurde in Karbolsäure vorgenommen. Hier läßt sich das Operculum unschwer mit

einer Nadel abtrennen. Es empfiehlt sich, die Häute nicht vor genauer Durchsicht in Kanadabalsam zu überführen, da für die Bestimmung der Borstenhöcker und des Analsegments ein Drehen der Puppe unbedingt erforderlich ist. An reifen Puppen lassen sich die Bestimmungen der Borstenhöcker und -male nicht vornehmen, es sei denn, man behandelt sie in der oben geschilderten Weise mit KOH. Dagegen läßt sich an ihnen die Zeichnung der Segmente besser als an Exuvien beobachten.

## II. Morphologie.

### Erklärung einzelner Merkmale.

Bei der Beschreibung einzelner Metamorphosestadien sind weniger bekannte und neue Ausdrücke gebraucht worden, die im einzelnen hier näher erörtert werden sollen.

#### Laich.

In der Beschreibung der Laichmassen habe ich mich im wesentlichen an MUNSTERJHELM (1920) gehalten. Mit Grenzwinkel des Eipaketes wird der Winkel bezeichnet, der durch die Unterlage und die von ihr aufstrebende Gallertmasse gebildet wird. Unter Ei-Index wird das Verhältnis der Ei-Breite zur Ei-Länge verstanden.

#### Larven.

In der Larvenbeschreibung wurde mit Kopfindex das Verhältnis der Kopfbreite zur Kopflänge angegeben. Die Zahlenangaben sind abgerundet. Die Bezeichnung der Mundwerkzeuge wurde in der bei Larvenbeschreibungen üblichen Art beibehalten. Nur bezeichne ich im Gegensatz zu den anderen Bearbeitern (GOETGHEBUER, SAUNDERS) mit Hypopharynx ein äußerst schwer erkennbares Chitinstück, das dicht über dem Labium liegt oder mit ihm verwachsen ist (MAYER 1933a). Als Pharyngealskelett wird das Organ bezeichnet, das die oben angeführten Autoren bisher mit Hypopharynx bezeichnet haben. Durch die BISCHOFFSche Bearbeitung der Dipterenlarven (BISCHOFF 1922) wurde ich zu dieser Bezeichnung angeregt. BISCHOFF nennt das Organ allerdings „Kopffinnenskelett“. Um aber eine Übereinstimmung mit den Cycloraphen herbeizuführen, wurde diese Bezeichnungsweise gewählt. Nach BISCHOFFS Ansicht besitzt dieser Apparat einen „hohen entwicklungsgeschichtlichen Wert zur Klärung der Frage der Reduktion des Dipterenlarvenkopfes“. Da er diese Frage in einer noch nicht erschienenen Arbeit behandeln will, geht er nicht weiter darauf ein. Jedoch glaube ich ihn recht zu verstehen, wenn ich annehme, daß hiermit ein Übergang zu den Cycloraphen gegeben ist. Der Bau der *Leptoconops*-Larve würde diese Ansicht nur bekräftigen. Es soll jedoch nicht meine Aufgabe sein, an dieser Stelle auf phylogenetische Erörterungen näher einzugehen.

Folgende Synonyme wären also klargestellt:

Pharyngealskelett = Hypopharynx (GOETGHEBUER, SAUNDERS),  
= Kopffinnenskelett (BISCHOFF).

Die Bezeichnung der Teile dieses Schlundgerüsts ergeben sich ohne weiteres aus den einzelnen Beschreibungen. Der Analindex (AI) der *Dasyhelea*-Larven entspricht dem Verhältnis der Nachschieberhakenlänge zur Länge des Analsegments.



Die Beborstung der Segmente ist nur bei den *Genuinae* von systematischer Bedeutung. Hier wurde die von SAUNDERS (1924) geprägte Bezeichnungsweise beibehalten, wie sie Abb. 8–10 illustriert.

In einzelnen Larvenbeschreibungen befindet sich hinter dem Wort „Larve“ ein Fragezeichen. Dies bedeutet, daß bei der Analyse keine Exuvie vorgelegen hat, so daß die Beschreibung fraglich ist.

### Puppen.

In der Puppenmorphologie wurde im großen und ganzen die von CARTER, INGRAM, MACFIE (1920/21) geprägte Ausdrucksweise beibehalten. So bezeichnet Operculum das Deckelchen, das beim Schlüpfen der Imago vom Cephalothorax abspringt. Der Index des Prothorakalhorns (*PI*) stellt das Verhältnis der größten Breite zur Länge dar. Als neue Bezeichnung habe ich den Terminus Oralfeld eingeführt, mit dem die Puppenscheiden der Mundwerkzeuge der Imago bezeichnet

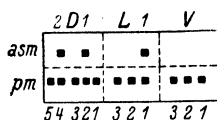


Abb. 1. Erläuterungsskizze (s. Text).

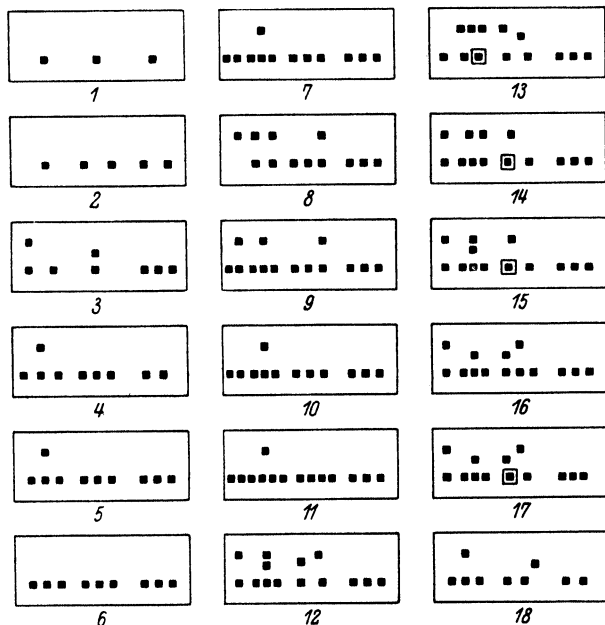


Abb. 2. Borstenschemata der 3. Abdominalsegmente:

1. *Atrichopogon trifasciatus* var. *globularis*. 2. *Forcipomyia pallida*. 3. *Apelma brevis*.
4. *Dasyhelea longipalpis*. 5. *D. halophila*. 6. *Holoconops* sp. 7. *Parabezzia* sp. 8. *Culicoides rivicola*.
9. *C. nubeculosus*. 10. *Stilobezzia* sp. 11. *St. gracilis*. 12. *Dicrobezzia venusta*.
13. *Homohela prominens*. 14. *Sphaeromyia fasciata*. 15. *Palpomyia flavipes*. 16. *Bezzia trilobata*.
17. *B. hydrophila*. 18. *Leptoconops bequaerti*.

werden. Die medianen Borsten oder Male sitzen auf dem Labrum, die lateralen auf den Palpen. Ihnen entsprechen die ventro-medianen und ventro-lateralen Borsten (CARTER, INGRAM, MACFIE). Das Dorsalfeld schließt die Borsten und Male ein, die auf der Rückseite des Cephalothorax stehen. Die obere Gruppe nenne ich die orale, die mittlere Gruppe die mediane, und die untere Gruppe die anale. Die Prädorsalplatten sind die dicht unter dem Cephalothorax liegenden beiden Platten, deren Höcker von CARTER, INGRAM, MACFIE als postero-dorsal bezeichnet werden. Die nun folgende Bezeichnung der Höcker der Abdominalsegmente entspricht der von CARTER, INGRAM, MACFIE voll und ganz. Die antero-submarginalen (*asm*) Elemente befinden sich jederseits am oberen (oralgerichteten) Segmentabschnitt, die postero-marginalen (*pm*) am unteren (analgerichteten) Segmentabschnitt. Nur habe ich Zahlenbezeichnungen eingeführt, die die von den oben angeführten Autoren jeweils gegebene Lagenbezeichnung erspart. Die Zählung wurde von der Ventralseite der Puppe an vorgenommen. Zur Bezeichnung der Felderung wurde die von CARTER, INGRAM, MACFIE zuerst gewählte Bezeichnungsweise beibehalten, da sie natürlicher ist. Wird doch bei den *Vermiformes* diese Felderung durch die Segmentzeichnung bekräftigt. So reicht das Ventralfeld (*v*) bis zur 1. senkrechten Querzeichnung des Segments, das Lateralfeld (*L*) bis zur 2. senkrechten Querzeichnung. Hinter dieser befindet sich das Dorsalfeld (*d*). Die beigegebenen Schemata (Abb. 1) erleichtern den Überblick über die Terminologie. Schwierigkeit entsteht bei den *Intermediae* und *Genuinae*, da hier die Segmentzeichnung nicht vorhanden oder nur sehr schwer erkennbar ist. Hier gibt aber die Beborstung einen Hinweis. Über dem mittleren Höcker des unteren Randes, also bei *Dasyhelea* der *Lpm*<sub>2</sub> oder *L*<sub>2</sub> (da keine obere Beborstung vorhanden ist), befindet sich stets der Rest eines Tracheenstammes der Imago. In der Beschreibung wurden die Segmentzahlen nur mit römischen Ziffern bezeichnet. Im Abdominalsegment VIII wie bei den Ventralborsten, wurde die Bezeichnung *pm* weggelassen, da der obere Rand keine Beborstung trägt. Als Schalthöcker (THIENEMANN 1928) wurde das Beborstungselement bezeichnet, das sich unter der 1. Borste des oberen dorsalen Segmentrandes befindet. Der Analindex (*AI*) bezeichnet das Längenverhältnis der Spitzen des Analsegments, kurz Analspitzen, zur Länge des Analsegments. Bei *Dasyhelea* treten noch zwei Borstenpaare hinzu, von denen das mittlere mit median, das mehr seitliche mit lateral bezeichnet wird. Im Beborstungsschema stellt jeder Fleck ein Mal oder eine Borste mit oder ohne Höcker dar. Ein Ring um den Fleck deutet an, daß sich auf einem Höcker zwei Borsten befinden.

### Sectio Ceratopogoninae genuinae.

LENZ 1934; MAYER 1934; THIENEMANN 1928.

**Laich:** Der Index ist meist größer als  $\frac{1}{4}$ . Die Farbe ist dunkel. Jedes Ei ist in eine Gallerthülle eingebettet. Die Eier sind ausgestreckt oder leicht gekrümmt. Die Eigruppen sind von verschiedenartiger Gestalt. Die Zahlen der in einer Gruppe abgelegten Eier schwanken ebenfalls sehr stark.

**Larven:** Die Hauptmerkmale sind vordere Fußstummel und hintere Nachschieberhaken. Ferner ist das Pharyngealskelett (Abb. 3) von

gleicher Gestalt. Die Kauplatte besteht aus dicken lateralen Chitinversteifungen, über die sich eine starke Chitinhaut spannt, die einige Querleisten trägt. Der untere Teil ist durch einen starken Chitinbalken abgegrenzt, der mit einer Reihe von Chitinborsten besetzt ist. Dicht darunter sitzt ein mit Borsten besetztes Chitinstück, das SAUNDERS (1924) „bridge“ nennt. Unter der Kauplatte liegt der Pharyngealanguulus, dessen seitliche Balken bis zum oberen Rande der Kopfkapsel reichen.

Über die mediane Berührungsstelle der Balken spannt sich ein System von 4 starken Chitinkämmen, an die sich ein Rand mit einer Reihe von Chitinborsten anschließt. Im Hohlraum des Kammsystems ist eine Kammer gebildet, die mit einigen Chitinleisten ausgekleidet ist. Über das ganze Pharyngealskelett spannt sich die Pharyngealwand, in der Reihen feiner Zähnen zu erkennen sind.

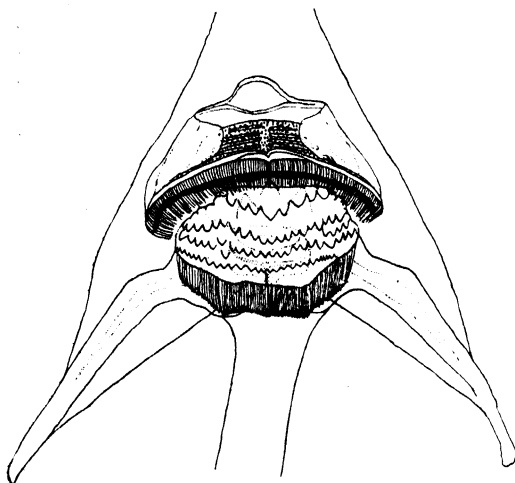


Abb. 3. *A. trifasciatus* var. *globularis*,  
Pharyngealskelett (250 ×).

Die übrigen Elemente sind bei den einzelnen Genera verschieden ausgebildet.

Puppen: Eine einheitliche Puppendiagnose ist sehr schwer zu geben, da einheitliche Merkmale kaum ausgeprägt sind. Die Prothorakalhörner sind meist kurz und dick, knopfförmig. Eine Ausnahme bildet das Subgenus *Apelma*. Hier sind die Prothorakalhörner zum Teil schlank. Das Analsegment endet in kurze oder lange parallele Spitzen. (Lange parallele Analspitzen treten jedoch auch bei *Homohelea* und *Holoconops* auf.)

Im übrigen verweise ich auf die Genus-Diagnosen.

#### Genus *Atrichopogon* (Kieff.) Edw.

Larven: Der Kopf ist fast senkrecht nach unten geneigt. Das Labrum (Abb. 4) springt ein wenig über die Kopfkapsel vor. An den Ansatzstellen befinden sich jederseits 2 Borsten. Innen ist das Labrum

mit einigen Sinnespapillen besetzt. Daran schließt sich der Epipharynx an, der in das Mundfeld hineinreicht. Auf dem Epipharynx sitzen ebenfalls einige Sinnespapillen. Die Prämandibeln sitzen seitlich vom Labrum auf einem Chitinfortsatz der Kopfkapsel. Sie sind lang, schlank und besitzen Zähne. Die Mandibeln sind groß und stark chitinisiert. Sie haben 3 deutlich ausgebildete Zähne. Die Maxillen sitzen auf der äußeren, dünnen Chitinhaut, die das Mundfeld rechts und links überspannt. Sie bestehen aus einem größeren Palpus maxillaris und mehreren kleinen Palpen, die in der Nähe stehen. Das Labium ist meist abgerundet und schließt das Mundfeld. Dicht unter dem Labium liegt der Hypopharynx. Er ist sehr dünn und zart und besteht aus 2 vorspringenden Spitzen. — Das Mundfeld selbst ist von einer Reihe feiner Borsten eingerahmt. Die Augen liegen nach außen und sind mit einer dünnen Chitinhaut überspannt. Die Antennen sitzen ungefähr in Kopfmittle auf einem mehr oder weniger hohen Sockel. Das Endglied ist lang und innen ausgehöhlt. Am äußeren Ende der Höhlung sitzen die Sinnesorgane.

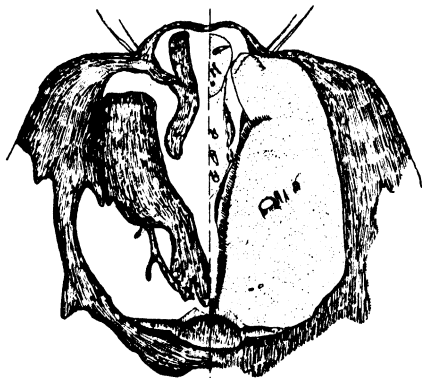


Abb. 4. *A. trifasciatus* var. *globularis*,  
Mundfeld (250 ×).

Die Körpersegmente besitzen dorsale und laterale Hautfortsätze.

Puppen: Die Prothorakalhörner tragen Stigmen, die zu mehreren Gruppen zusammengesetzt sind. Die Abdominalsegmente tragen seitliche Auswüchse. Das Analsegment endet in zwei kurze Spitzen.

### Subgenus *Atrichopogon* Kieff.

LENZ 1934.

Laich: Bekannt ist nur die Eiablage von *A. rostratus*. Die Eier sind in eine dicke Gallertmasse von ca. Ei-Breite eingebettet. Eigruppen unregelmäßig geformt. Die Zahl schwankt zwischen 60 und 134.

Larve: Die Segmente sind dorso-ventral abgeplattet. Seitlich erhebt sich ein Wulst, auf dem die Borsten *b*, *c*, *d* sitzen. Dorsal sitzt *a*, das hier aus einem morgensternartigen Wulst besteht. Dorsal tragen

die Segmente einen Fleck, der von der Bedornung, die den ganzen Larvenkörper überzieht, frei ist.

**Puppe:** Die seitlichen Auswüchse der Abdominalsegmente erstrecken sich nur bis zum 5. Segment. Das Borstenschema wechselt innerhalb der einzelnen Segmente und von Species zu Species.

*Atrichopogon trifasciatus* var. *globularis* Kieff.

**Larve (?)**: Länge: 5 mm. Vordere Fußstummel: Mit 2 Hakengruppen, 4 helle, lange und 6 dunkle, dicke Haken an jedem Stummel. Körperbeborstung (Abb. 5):

**I**: *a*, *b* fehlend, *c* 1 kurze, *d* 1 lange Borste, *e* 1 dünne, lange Borste. Dazu dorsal 1 kleine, kurze und ventral 1 dünne, lange Borste. — **II**: *a* 1 kurze, *b* 1 etwas längere, *c* und *d* lange Borsten. Dazu dorsal und ventral wie bei I. Dorsal 1 großes Mal, auf dem keine kleinen Haken stehen. **III**: Wie IV, nur fehlt das dorsale Mal, *a* wie II. **IV–X**: *a* 1 morgensternähnliches Gebilde, *b* und *d* wie bei II, *e* wie *c* und *d*. Dorsal und ventral wie bei II. Das dorsale Mal ist von halber Größe wie bei II. **XI**: *a* fehlend, *b* wie *c*, *d* und *e*. Diese wie vorher. Die dorsale Borste ist größer als vorher. Ventral 2 dünne, lange Borsten ohne Mal. **XII**: Seitlich 1 lange Borste. Anal 3 große Borsten und 1 Höcker. — Nachschieberhaken: 3 Hakengruppen. 1. Gruppe: Lang und gelb. 2. Gruppe: Kürzer, dick und

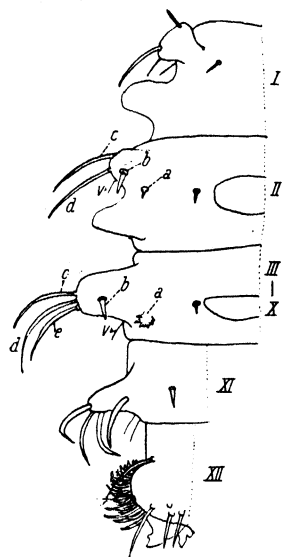


Abb. 5. *A. trifasciatus* var. *globularis*, Schema der Beborstung (30 ×).

dunkelbraun. 3. Gruppe: Ganz winzige Chitinhäkchen, die zu Gruppen von ca. 6–8 an der Basis der 2. Gruppe stehen. Analschläuche: 2, jeder geteilt. Diese Teilstücke wiederum geteilt.

**Puppe:** Länge: 3,5 mm. — Larvenhaut: Nicht an der Puppe. — Operculum: 2 Höcker mit je 1 Borste. — Prothorakalhörn: Fußförmig, kurz abgerundet, ca. 9 Stigmengruppen, mit je 4 Stigmen. — Cephalothorax: (Abb. 6): Oral je 3 Höcker, median je 2, anal je 4. Höcker ohne Borsten! Abdomen (Abb. 2<sub>1</sub>): **I**: *d* 1 Stiftborste, *L* 1 Verzweigung von Chitindornen mit 1 Höcker, der 1 kurze Borste trägt. **II–V**: *d* und *L* wie bei I, *v* 1 dünne Borste. **VI**: *dasm* und *dpm* je 1 kleine Blattborste. *L* 1 Chitinhöcker mit Spitze und 1 Borste. *v* wie bei II–V. **VII**: *d* und *v* wie VI. *L* ohne Höcker oder Borsten. **VIII**: *dasm* 1 Blattborste, *L* und *v* ohne Borsten. Analsegment: 2 divergierende Spitzen.

**Vorkommen:** Mittel-Schweden: Bäche bei Svarthöll-Kungsör, „ganz niedriges Wasser in schwachem Fluß, so daß die Steine im Bach halb im Trockenen liegen. Larven am Wasserrand auf den Steinen, Puppen ganz auf dem Trockenen der Steine festgeklebt VII. 1921“ (THIENEMANN).

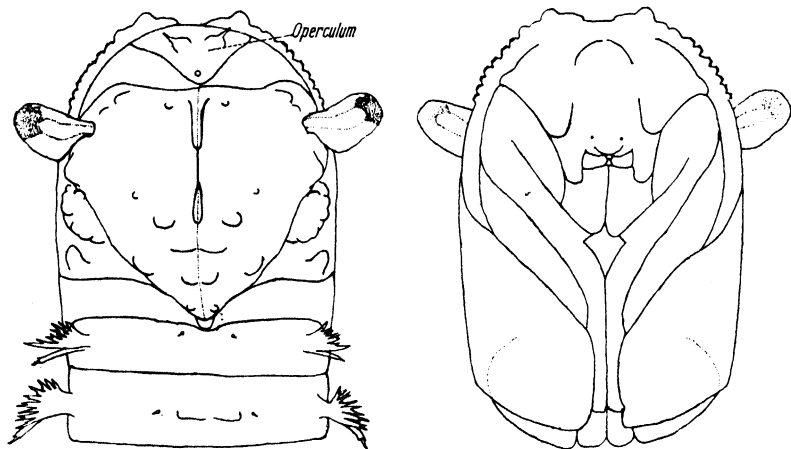


Abb. 6. *A. trifuscatus* var. *globularis*, Cephalothorax, dorsal und ventral (30 ×).

### Subgenus *Kempia* Kieff.

LENZ 1934.

**Laich:** Bekannt ist nur die Eiablage von *K. fusca* Win. Das Eipaket hat die Form einer Rosette, in der sich 120 bis 150 Eier befinden. Die Rosette ist in Gallerte eingebettet. Die Eier sind schwarz.

**Larven:** Die Körpersegmente sind drehrund. *b* wölbt sich häufig als Höcker in großem Bogen über das Segment. Die Borsten *c* und *d* sitzen lateral an den Segmenten. *a* bildet hier einen verzweigten Höcker.

**Puppen:** Die verzweigten Gebilde der Abdominalsegmente reichen nur bis zum IV. Segment. Sind keine verzweigten Fortsätze vorhanden, so bestehen ziemlich große, stumpf spitzenbewehrte Zipfel mit kurzen, braunen Dornen, außerdem ein gebogener schlauchförmiger Fortsatz vom II.–V. Segment. Der Cephalothorax hat hier sehr lange borstenartige Fortsätze. Die Larvenexuvie hängt an der Puppe und geht bis zum V. Segment.

### *Kempia* sp.

**Larve:** Länge: 2,5 mm. — (Larvenstadium unbekannt, sicher ein sehr frühes.) Kopf: Dunkel, Borsten anscheinend alle einfach. Hinter der auf sehr hohem Sockel stehenden Antenne merkwürdige T-förmige Chitinwarzen. Vordere Fußstummel: An der oberen Hälfte dicht mit kleinen Börstchen besetzt, darunter 1 Borste. Haken dunkel, alle von der gleichen Form. Körperbeborstung (Abb. 7): I: *a* ein stark verzweigter Höcker, *b* mit flügel förmiger Leiste und 3 Blattborsten. *c*, *d* und *e* einfache Borsten. II–III: Wie I, nur *b* mit 1 oder 2 Blattborsten. IV–X: *a* wie I–III, *b* mit 1 Blattborste. *c* 1 gabelähnliche Borste mit

einem oberen, kurzen und einem unteren, längeren Ast. *d* und *e* einfach. Hinzu kommt 1 Borste *f* wie *e*, die länger als *d* ist. XI: *a* und *b* wie vorher. *c* und *e* fehlend. *d* und *f* wie vorher. XII: *a*, *b* und *c* fehlend. *d*, *e*, *f* kurz und einfach. 1 gekrümmte Analborste. — Nach-

schieberhaken: 3 deutliche Gruppen. 1. Gruppe dunkel, klein und dick. 2. Gruppe ebenfalls dunkel, nur etwas größer. 3. Gruppe heller, sehr lang und schmal.

Vorkommen: Afrika, Touba (CHAPUIS).

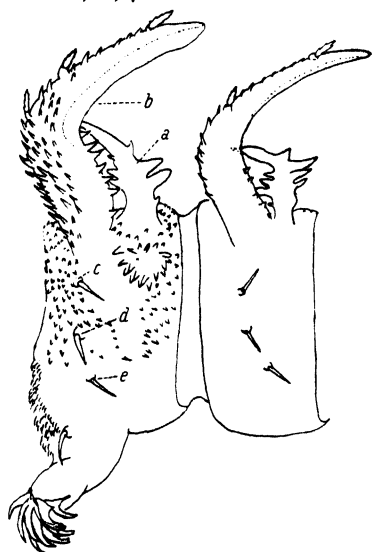
### Genus *Forcipomyia* (Mg.) Edw.

Larven: Die Larven bestehen hier aus 2 ganz verschiedenartigen Gruppen, so daß LENZ den Subgenera den systematischen Wert von Genera beilegt.

Das einzige gemeinsame Merkmal der Larven ist die drehrunde Bildung der Körpersegmente ohne Hautfortsätze.

Puppen: Die Puppen sind ebenso verschiedenartig gebildet

Abb. 7. *K. sp.*, 1. und 2. Segment (100 ×).



wie die Larven. Nur fehlen ihnen die verzweigten lateralen Chitin-gebilde.

### Subgenus *Forcipomyia* Mg.

LENZ 1934; SAUNDERS 1924.

Laich: Die Eigruppen sind verschieden gebildet. Eine genaue Beschreibung der Eier liegt nur von *F. picea* vor. Das Eipaket ist unregelmäßig geformt, Anzahl ca. 250 Eier. Die Gallerthülle des einzelnen Eis hat eine Dicke von nur  $\frac{1}{4}$  Eibreite. (Über andere Eigelege s. weiter unten.)

Larven: Die Mundwerkzeuge sind wie bei *Atrichopogon* gebildet. Nur scheint hier die Prämandibel einen Zahn zu besitzen. Die Borsten der Segmente bestehen aus folgenden Gruppen: *a* ist stets eine Borste, die terminal verdickt ist (lanzettlich oder ähnlich), *b* und *c* sind lange Borsten, die in unmittelbarer Nähe stehen und sich oft auf einem gemeinsamen Doppelhöcker befinden; *d* sitzt etwas weiter nach vorn auf einem eigenen Höcker.

**Puppen:** Die Prothorakalhörner sind meist von knopfartiger Gestalt. Das Dorsalfeld des Cephalothorax ist mit langen, verschiedenartigen Borsten besät. Der mediane Fortsatz des analen Cephalothoraxrandes reicht über das I. Segment hinaus. Die Beborstung der Segmente variiert sehr stark. Hierfür läßt sich kein einheitliches Schema festlegen, nicht einmal über die gleiche Beborstung der Segmente einer Art. Das Analsegment ist in 2 lange Spitzen ausgezogen. Hier liegen die ♂ Genitalhüllen dorsal. Bei allen anderen Genera liegen sie ventral. Die Larvenexuvie bleibt an der Puppe hängen.

*Forcipomyia pallida* Win. (KIEFFER 1925).

Laich: 3mal so lang wie dick, in rosenkranzförmigen Haufen (?). Eizahl ca. 60 Stück.

Larve: Länge 5 mm. — Kopf: Dunkel mit hellen Flecken. Borsten *p* und *q* mit einer ellipsoidischen Anschwellung vor dem Ende. Sie

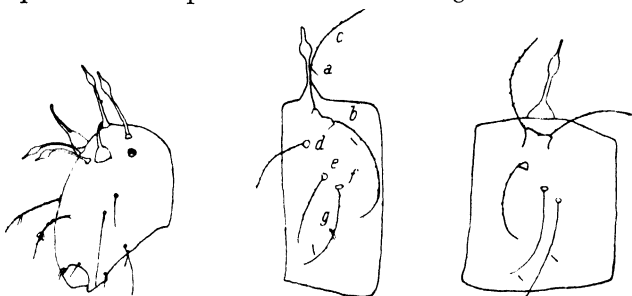


Abb. 8. *F. pallida*, Kopf (30 ×).      Abb. 9 u. 10. *F. pallida*, 2. und 5. Segment (30 ×).

ähneln den Drüsenhaaren der Pflanzen. *t*-Borsten mit dornartigem Besatz. (An den *t*-Borsten wie auch an einigen Körperborsten befinden sich ectoparasitäre Gebilde (Abb. 8).) — Vordere Fußstummel: Oberhalb je mit 1 Borste. 2 Gruppen von Haken, je 7 (?) dunkle kleinere, je 1 (?) helle größere. — Körperbeborstung (Abb. 9, 10): I: *a* wie *p* und *q*, nur kurz gestielt. *b* und *c* auf verschmolzenen Höckern mit dornartigen Auswüchsen. *d*, *e* und *f* wie *b* und *c*. *g* sicher Sinnesborsten, aus 2 größeren und 1 kleineren bestehend. Über *e* und *f* 2 kleine Borsten. II–III: *a* wie bei I, nur größer. *b–g* wie I. Über *e* und *f* nur 1 kleine Borste. In der Nähe von *g* ebenfalls 1 kleine Borste. *g* wie I. IV–X: *a–d* wie II, *e* und *f* einfach, ohne Auswüchse. *g* einfach, in der Nähe ebenfalls 1 einfache Borste. Borsten über *f* und *g* fehlend. XI: *a* wie vorher. *b* und *c* wie vorher, nur auf getrennten Höckern übereinander stehend. *d* fehlend, *e* wie vorher, *f* nur 1 kleines Börstchen, wie *g* und die in der Nähe stehende. XII: Zwischen den beiden *a* 1 unpaare Borste, wie *b*. *b* und *c* wie bei XI. *d* fehlend, *e* etwas kürzer als vorher, nicht auf einem Höcker. — Nachschieber: Nur eine Reihe gleichmäßig großer dunkler Haken.

Analschläuche: 2, jeder wiederum geteilt.



Puppe: Länge: 3 mm. — Larvenhaut geht bis über das 6. Segment. — Operculum: Ohne Höcker. — Prothorakalhörn (Abb. 11): Knopfförmig, distal etwas ausgezogen, mit ca. 11 Stigmen. — Cephalothorax (Abb. 12): Mit 5 Höckerpaaren, oromedian: runder Höcker mit Stiftborste. Dicht daneben 1 großer borstenartiger Höcker mit langer Borste. Die anderen 3 Höcker klein, mit dicker Borste, die dornartige Verzweigungen trägt. Länge der Borste ca. doppelt so lang wie Höcker und Borste vorher.



Abb. 11. *F. pallida*  
Prothorakalhörn,  
(200 ×).

Abdomen (Abb. 2<sub>2</sub>): I: *d* und *L* je 1 höherer Höcker mit Borste. II: *d* 1, *L* 2 Höcker mit Borste, von denen *L*<sub>2</sub> etwas kleiner ist. *v* 2 Male. III und IV: *d* und *L* wie II, *v* 2 Borsten. V: *d* wie vorher, nur etwas kleiner, *L* 1 winziger Höcker mit kleiner Borste, *v* 2 kleine Borsten. Die Beborstung der übrigen Segmente ist nicht genau festzustellen, da die



Abb. 12. *F. pallida*,  
Cephalothorax  
dorsal (30 ×).

Larvenhaut die Beobachtung verhindert. VII: *d* ohne (?), *L* mit 1 (?), *v* mit 2 (?) winzigen Borsten.

Vorkommen: Unter der Rinde eines im Wasser liegenden faulenden Baumstammes (Schwarz-See bei Mölln) 22. 5. 32.

### Subgenus *Thyridomya* Saunders.

LENZ 1934.

Larven: Der Kopf trägt dorsal einen Auswuchs mit mehreren Höckern. Die Mundwerkzeuge sind wie bei *Forcipomyia* ausgebildet, nur haben die Mandibeln hier 2 Zähne, die abgerundet sind. Die Antennen sind rudimentär. Auf dem Basalhöcker sitzt eine kleine Scheibe, das Sinnesorgan. Die Körperbeborstung unterscheidet sich von *Forcipomyia* folgendermaßen: *a* ist eine einfache Borste auf großem Höcker, *c* ist eine sehr große, pinselartige Borste. Die übrigen sind sehr klein und schwer zu erkennen.

Puppen: Die Prothorakalhörner sind ähnlich denen von *Forcipomyia*. Nur sind die Stigmen von verschiedener Größe. Der mediane Fortsatz des analen Cephalothoraxrandes reicht nur bis zum I. Segment. Die Segmente III–VIII haben das gleiche Schema. Die Höcker sind rund und ohne Borsten. Die Spitzen des Analsegments sind kurz und divergieren. Die Larvenexuvie bleibt nicht an der Puppe hängen.

### Subgenus *Apelma* Kieff.

MAYER 1933.

Larven: Der Kopf ist im Gegensatz zu den erstbeschriebenen Formen dorsoventral abgeplattet. Die Augen sind nach innen verlegt.

Die Prämandibeln sind rudimentär, sehr klein. Die Mandibeln sind in der Mitte rechtwinklig nach außen geknickt und am äußeren Teil stark beborstet. Sie besitzen nur 2 Zähne. Die Antennen sind ebenfalls rudimentär. Sie bestehen aus einer scheibenförmigen Platte mit einigen Palpen. Die Beborstung ist bei den einzelnen Species sehr verschieden. Ein großer Teil der Borsten ist stark reduziert. Das XI. Segment trägt dorsal 2 Präanalborsten, die auf gemeinsamem oder getrennten Doppelhöcker stehen. Das letzte Segment läuft in eine typisch ausgebildete Cauda aus, in deren Nähe sich charakteristische Blattborsten befinden.

Puppen: Die Prothorakalhörner sind keulenförmig. Der mediane Fortsatz des analen Cephalothoraxrandes geht gerade bis zum I. Segment. Die Segmente III–VI sind stets gleichartig beborstet. Lateral finden sich 2 dicht übereinanderliegende Borstenhöcker mit einer oberen, langen und einer unteren, kürzeren Stiftborste. Das Analsegment läuft in 2 lange parallele Spitzen aus. An jeder Spitze befindet sich ventral eine lange Borste. Die Larvenexuvie bleibt nie an der Puppe hängen.

*Apelma brevis* Joh. (JOHANNSEN 1927).

Dank der Freundlichkeit Prof. JOHANNSENS war es mir möglich, je ein Originalpräparat der Larve und Puppe zu analysieren. Die Larve ist stark lädiert, so daß eine genaue Beschreibung nicht gegeben werden kann. Ebenso wenig ist es bei der Puppe möglich, da es sich hier nicht um eine Exuvie handelt.

Larve: Länge: 3 mm. — Kopf: Länge des Kopfes größer als  $1\frac{1}{2}$  der Breite. Mandibel sehr stark beborstet. Lateralborsten ungefloßt.

Puppe: Länge: 2,5 mm. — Operculum: Mit 2 Höckern. — Prothorakalhorn (Abb. 13): Index:  $\frac{1}{8}$ , Zahl der Stigmen: ca. 12. — Cephalotorax: Dorsalfeld mit 2 Höckern.

Abdomen (Abb. 2<sub>3</sub>): I: *d* 1 kleiner Höcker, II: *L* 2 Höcker mit je 1 längeren und 1 kürzeren Borste. III–VI: *dasm* median 1 Höcker mit langer Borste (Abb. 14<sub>1</sub>), *dpm*<sub>2</sub> median 1 Höcker ohne Borste (Abb. 14<sub>3</sub>), *dpm*<sub>1</sub> lateral 1 Höcker mit Haar (Abb. 14<sub>2</sub>), *L* 2 übereinanderliegende Höcker, oberer mit langer, unterer mit kurzer Borste (Abb. 14<sub>4</sub>), *v* 3 Höcker mit Borsten. VII: *L* 2 Höcker mit gleichlangen Borsten. VIII: *dasm* median 1 großer Höcker mit Borste, *L* 2 große Höcker mit je 1 Borste. —



Abb. 13.  
*Ap. brevis*  
Prothorakalhorn  
(200 ×).

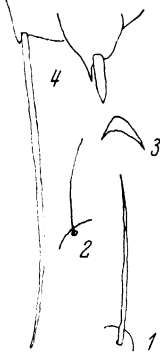


Abb. 14. *Ap. brevis*, Borstenhöcker der Abdominal-segmente  
(270 ×).

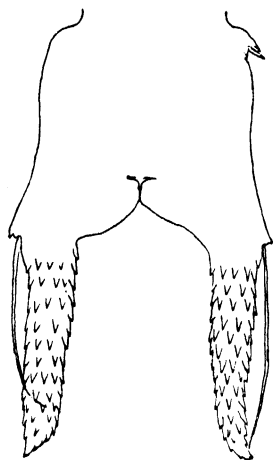


Abb. 15. *Ap. brevis*,  
Analsegment (100  $\times$ ).

Analsegment (Abb. 15): Borsten der Analspitzen von der gleichen Länge wie diese. Analindex: 1. Am oberen Rande des Analsegments befindet sich 1 Höcker mit Stiftborste. Wahrscheinlich handelt es sich hier um eine Anomalie.

Vorkommen: Hawaii, in Blattachselwasser von Ananas.

### Sectio *Ceratopogoninae intermediae*.

#### Genus *Dasyhelea* Kieff.

CARTER, INGRAM, MACFIE 1920/21; MAYER 1934;  
THIENEMANN 1928.

Laich: Die Eier sind fast kreisförmig gebogen (Abb. 16), so daß sich die beiden Eipole fast berühren. Ihre Farbe ist dunkel. Die Eigruppen sind verschieden

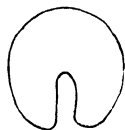


Abb. 16. *D. modesta*, Ei (100  $\times$ ).

bandartig geformt, wie auch die Zahl der abgelegten Eier verschieden ist.

Larven: Das Hauptmerkmal ist der hintere Nachschieber. Der Kopf befindet sich in der Körperachse, jedoch ist das Mundfeld ventral gerichtet, so daß die vordere Partie etwas ventral geneigt ist (Abb. 17). Die Mundwerkzeuge sind vollständig ausgebildet.

Das Labrum (Abb. 18) springt ein wenig über die Kopfkapsel vor. An den Ansatzstellen befinden sich jederseits 2 Borsten. Innen ist das



Abb. 17. *D. versicolor*, Larve (17  $\times$ ).

Labrum mit einem fleischigen Wulst ausgekleidet, auf dem sich 3 kleine Sinnesorgane, 1 größeres stäbchenförmiges Organ, dicht daneben eine große Sinnesborste auf einem basalen Sockel befinden. Hieran schließt sich der Epipharynx an. Am oberen Teil trägt er drei eingliedrige, kleine Palpen, von denen 2 mit 1 Borste versehen sind, und eine große Fiederborste. Der untere Teil, der sich tief in das Mundfeld hineinzieht, ist mit einem dichten Borstenkranz versehen — (Abb. 19). Die Prämandibeln sitzen seitlich vom Labrum an der inneren Kopf-

kapsel. Sie bestehen aus einer breiten, zahnlosen Chitinplatte. Die Mandibeln sind groß und stark chitinisiert mit 3 Zähnen. Der untere Rand der Mandibel trägt eine Leiste, deren vorderes Ende einen weiteren Zahn vortäuschen kann. Die Maxillen sitzen auf der äußeren Chitinhaut, die das Mundfeld überspannt. Sie sind eingliedrig mit mehreren Palpen. Etwas über den Maxillen stehen 6 Maxillarpalpen, von denen 4 sehr klein sind. Von den beiden größeren ist die eine zweigliedrig, die andere trägt auf ihrem Basalsockel 2 Sinnesborsten. Das Labium (Abb. 20) ist halbkreisförmig vorgewölbt und verschiedenartig



Abb. 18. *D. versicolor*, Labrum u. Epipharynx lateral (250 ×).

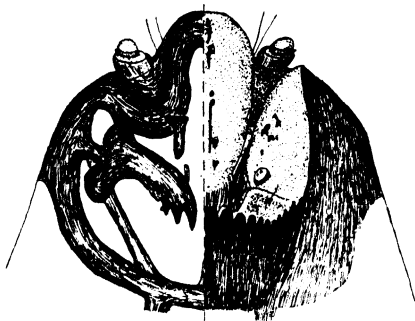


Abb. 19. *D. versicolor*, Mundfeld (250 ×).



Abb. 20. *D. versicolor*, Labium, Hypopharynx, Maxille lateral (330 ×).

geformt. Dicht unter dem Labium liegt der Hypopharynx. Er besteht aus 2 vorspringenden Spitzen, an die sich lateral eine Platte vorwölbt. Diese trägt innen eine kleine gezähnte Leiste. Außen befindet sich ein kleiner Sockel, auf dem 1 Borste sitzt.

Die Augen liegen im Kopffinnern. Sie bestehen aus einem bohnenförmigen, dunklen Körper. In der Einbuchtung liegen mehrere linsenartige Glaskörper.

Die Antennen sitzen dicht neben dem Labrum in einer Einbuchtung der Kopfkapsel. Sie bestehen aus einem dicken basalen Glied, auf dem ein halbkugelförmiges Endglied sitzt. Dicht neben dem Endglied stehen ebenfalls auf dem Basalglied einige kleine Palpen.

Das Pharyngealskelett ist sehr groß und füllt den vorderen Teil der Kopfkapsel ganz an. Die Kauplatte (Abb. 21) besteht aus 2 lateralen, dicken Chitinversteifungen, über die sich eine stark chitinisierte, granuliert Platte wölbt. Der untere Teil wird von einem starken Chitinbalken abgeschlossen, an dem sich eine Reihe von Zähnen befindet. Daran anschließt sich die Brücke, die aus einem einfachen Chitinbogen besteht, der mit nach unten gerichteten Chitinzähnen und innen mit feinen

Chitinhaaren besetzt ist. Der Pharyngealanguulus (Abb. 22) besteht aus 2 dicken Chitinbalken, die sich unter den eigentlichen Kämmen treffen. An ihnen sitzen 2 verzweigte Chitinwülste, die wahrscheinlich Insertionsstellen für die Muskulatur darstellen. Die Anlage der Kämme ist sehr kompliziert. Zunächst finden wir 5 sehr starke Chitinkämme, die fest aufeinanderliegen und eine Halbkugel bilden. In dieser befinden sich mehrere Kammern, durch die der Nahrungsstrom geht. Der untere Rand ist mit einer Reihe sehr langer Zähne besetzt, die diagnostisch ver-

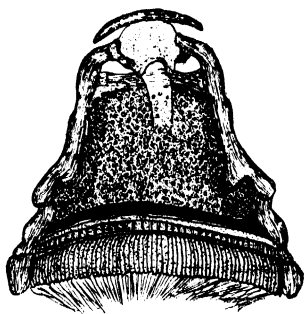


Abb. 21.  
*D. versicolor*, Kauplatte (330  $\times$ ).

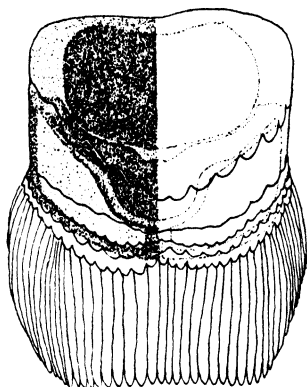


Abb. 22. *D. versicolor*, Pharyngealanguulus (Kammträger ohne Balken) (510  $\times$ ).

wertbar ist. Es ist dies die Zahnreihe, die bei der Speciesbeschreibung als Hauptkamm angeführt ist. Über das ganze Skelett zieht sich die Pharynxwand, die hinter dem Pharyngealskelett wiederum einige Zahnreihen trägt. Die Zahl der Zahnreihen scheint ungefähr 5–7 zu betragen. Diese Reihen lassen sich nur an der Exuvie erkennen, weil sie außerordentlich dünn sind.

Die Kopfkapsel hat einen gut ausgebildeten Clypeus. Ungefähr in der Mitte zieht sich in dorsoventraler Richtung eine Reihe von Chitin grubchen, deren Bedeutung unerklärbar ist, entlang. Es ist möglich, daß dies ebenfalls Muskelansatzstellen für die Muskulatur des Pharyngealskelettes sind.

Die Körpersegmente sind von verschiedener Größe. Die ersten drei Segmente sind am kürzesten. Ventrolateral tragen sie je eine Borstengruppe von 3 Börstchen (Sinnesbörstchen?). Die übrige Beborstung ist sehr schwer zu erkennen, da die Borsten hell sind. — Das Analsegment trägt am hinteren Rande 2 oder 4 Chitinbuckel. — Die Nachschieberhaken (Abb. 23) sind auf 2 dorsale Gruppen mit 2, und

2 ventrale Gruppen mit 4 Haken verteilt. Dazwischen liegen mehrere andere Borstengruppen, die bei den verschiedenen Speciesgruppen verschieden zu sein scheinen.

Eine Gruppierung der Larven ist nach dem Pharyngealskelett vorgenommen worden. Nach der Bestimmungstabelle scheint eine Speciesbestimmung nicht ausgeschlossen. Jedoch ist hier zu berücksichtigen, daß im Einzelfall nie entschieden werden kann, welches Larvenstadium beschrieben worden ist. Das letzte Larvenstadium ist sicher bei *D. versicolor* und *D. modesta* beschrieben.

Puppen: Die Prothoralkalhörner sind verschiedenartig geformt. — Das Operculum besitzt eine



Abb. 25. *D. versicolor*, Oralfeld (100 ×).



Abb. 23. *D. versicolor*, Analsegment (40 ×).

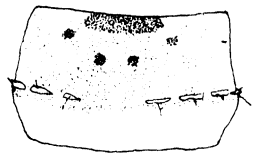
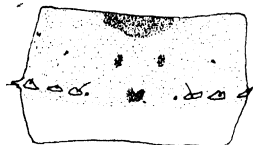


Abb. 24. *D. longipalpis*, 4. Abdominalsegment dorsal und ventral (40 ×).

Reihe von Höckern, von denen jedoch nur 2 mit je 1 Borste und 1 Mal besetzt sind. — Das Oralfeld (Abb. 25) zeigt eine dreieckige Platte, das Labrum. Auf ihm sitzen zu beiden Seiten je 1 kleines und 1 größeres Börstchen. Dicht daran an schließt sich das zweiteilige Labium. Rechts und links davon wölben sich die Palpen vor. Oberhalb der Palpen befinden sich je 1 kleiner Buckel mit 1 Mal und 1 Borste. — Das Dorsalfeld trägt jederseits oral 1 kleine Borste, median 1 Mal und 1 Borste, davon nach hinten, mehr lateral gerichtet, je 1 Mal.

Die Prädorsalplatten tragen jederseits 2 Male. — Die Beborstung der Abdominalsegmente ist an III–VII gleich. Segment I, II und VIII ist anders beborstet. Segment I: *dpm* 2 Male, *dasm* 1 Börstchen, *L* 3 Borsten, die mittlere ist länger als die beiden anderen. Segmente III bis VIII tragen lateral 3 Höcker, von denen der mittlere der kleinere ist. Der mittlere trägt 1 langes Haar, die anderen Stiftborsten.

Die Zeichnung der Segmente (Abb. 24) besteht dorsal aus 2 runden, lateralen und 1 fast herzförmigen, medianen, ventral aus 4 runden Flecken.

Das Analsegment trägt auf seiner Ventralseite 2 Höcker, die mit Haaren oder Borsten besetzt sind; die Analspitzen sind verschieden ausgebildet.

## A.

(*Longipalpis*-Gruppe: THIENEMANN 1926.)

Larven: Die Larven sind schwer als eine Gruppe aufzufassen. Die Gruppierung erfolgte nach den Puppen. Charakteristisch ist nur der Bau des unteren Pharyngealkammes. Er besteht aus großen Mittelzähnen; die übrigen Zähne sind bedeutend kleiner.

Puppen: Die Prothorakalhörner sind sehr lang und bestehen aus kleinen Ringen (Abb. 26, 27). An jedem Ring befindet sich ein Stigma.



Abb. 26. *D. longipalpis*, Prothorakalhörn (70 ×).

Abdomen (Abb. 24) II:  $dpm$  2 Male,  $dasm$  1 Börstchen,  $L$  3 Haare, das mittlere das längste. III–VII:  $dpm_1$  1 Höcker mit Mal,  $dpm_2$  1 Höcker mit Haar,  $dpm_3$  1 Mal,  $dasm$  1 Börstchen.  $v_1$  mit Haar,  $v_2$  mit Borste.

VIII:  $dpm$  1 Höcker mit Borste,  $v$  1 Höcker mit Haar. Analsegment: Analspitzen mit einem flossenartigen Rand. Ventral befinden sich 2 kleine Höcker mit je 1 Haar.

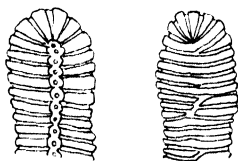


Abb. 27. *D. sp.*, Prothorakalhörn distales Ende Ober- und Unterseite (330 ×).



Abb. 28. *D. inclusa*, Operculum (40 ×).

*D. inclusa* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Larve: Länge: 4 mm. — Kopfindex:  $\frac{2}{3}$ . Antennen

kurz und dick  $\frac{1}{1}$ . Labium: Mit breiter, runder Medianplatte, lateral je 3 Zähne. Hauptkamm des Pharyngealangulus: 4 große Zähne in der Mitte, die medianen kürzer als die übrigen, lateral je 5–7 Zähne. — Analsegment: Mit 2 Wülsten,  $AI$ :  $\frac{1}{7}$ .

Puppe: Länge: 3–4 mm. Operculum (Abb. 28): Glatt, lateral mit einigen Falten, 2 Höcker, die quer abgestutzt sind. Höcker mit einigen Spitzen besetzt. Auf jedem Höcker 1 Borste und 1 Mal. Prothorakalhörn: Bestehend aus 1 Basalteil und 1 Endteil,  $B:E = 2:1$ . — Analindex:  $\frac{1}{4}$ .

*D. longipalpis* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Larve (?): Länge: 4 mm. Kopfindex:  $\frac{2}{3}$ . Antennen: Kurz und dick,  $I$ :  $\frac{1}{1}$ . — Labium: Mit schmaler, langer Mittelplatte und je 4

Zähnen. Hauptkamm des Pharyngealangulus: 4 gleich-große Mittel-zähne, lateral je 5 kleinere, zwischen diesen noch kleinere Zähne. — Analsegment: Glatt,  $AI: \frac{1}{16}$ .

Puppe: Länge: 3.5 mm. — Operculum: Glatt, dorsal und lateral einige Falten, 2 Höcker, die dornartig ausgezogen sind. Jeder mit 1 Borste und 1 Mal. Prothorakalhorn: Mit Basal- und Endteil.  $B:E = 3:2$ . Analindex:  $\frac{1}{3}$ .

*D. modesta* Winn.

Larve: Länge 4 mm. — Kopfindex:  $\frac{1}{2}$ . Antennen: Sehr kurz,  $I: \frac{1}{2}$ . — Labium: Mit runder, langer Mittelplatte und je 3–4 Zähnen. Hauptkamm: 4 Mittelzähne, die 2 medianen kurz, lateral je 9–10 kleinere Zähne. — Analsegment: Glatt,  $AI: \frac{1}{16}$ .

Puppe: Länge: 3.5 mm. — Operculum (Abb. 29): Glatt, mit 2 Höckern, jeder in 2 Dorne auslaufend. Auf jedem Höcker 1 Borste und 1 Mal. Prothorakalhorn: Mit Basal- und Endteil,  $B:E = 4:3$ . Analindex:  $\frac{1}{4}$ .

Vorkommen: Oldesloe: Brenner Moor — Salzwasser  
7. 11. 1931.

*D. notata* Goetgh. (THIENEMANN 1928).

Puppe: Länge: 2.5–3.5 mm. — Prothorakalhorn: Mit Basal- und Endteil,  $B:E = 2:1$ . — Analindex:  $\frac{1}{3}$ .

*D. zavřeli* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Larve (?): Länge: 4.5 mm. — Kopfindex:  $\frac{2}{3}$ . Antennen: Kurz und dick,  $I: \frac{1}{1}$ . — Labium: Mit breitem Mittelteil und je 2–4 Zähnen. Hauptkamm: 6–8 breite Zähne. — Analsegment: Glatt,  $AI: \frac{1}{20}$ . — Die Larve ist rosa gefärbt.

Puppe: Länge: 2.5–3.5 mm. — Operculum: 2 spitze Höcker mit je 1 Borste und 1 Mal. — Prothorakalhorn: Mit Basal- und Endteil,  $B:E = 2:1$ . — Analindex:  $\frac{1}{4}$ .

*D. sp.* (THIENEMANN 1926).

Puppe: Länge: 2.5 mm. — Prothorakalhorn: Nicht in Basal- und Endteil gegliedert. Horn drehrund.  $I: \frac{1}{46}$ . — Analsegment: Analspitzen von Segmentlänge, flossenähnlich.  $AI: \frac{1}{1}$ .



Abb. 29. *D. modesta*. Operculum (40 ×).

## B.

Larven: Für die Larven gilt das gleiche wie für A.

Puppen: Prothorakalhörner: keulenförmig. — Abdomen (Abb. 2<sub>5</sub>): II: *dasm* 1 Borste, *dpm*<sub>1</sub>, *dpm*<sub>3</sub> je 1 Mal. *dpm*<sub>2</sub> 1 Haar, *L*<sub>1</sub>, *L*<sub>3</sub> 1 kurzes, *L*<sub>2</sub> 1 langes Haar. III–VII: *dasm* 1 Borste, *dpm*<sub>1</sub>, *dpm*<sub>3</sub> je 1 Höcker mit Mal, *dpm*<sub>2</sub> 1 Höcker mit Haar, *v*<sub>2</sub>, *v*<sub>3</sub> mit Borste, *v*<sub>1</sub> mit Haar. VIII: *dpm* 1 Höcker mit Borste, *v* 1 Höcker mit Haar. (Eine Ausnahme macht *D. brevitibialis*. Sie hat in VIII 2 *dpm*-Höcker, *dpm*<sub>1</sub> mit Haar, *dpm*<sub>3</sub> mit Mal.) Analsegment: je 2 Borstenhöcker, *L* mit 1 Haar und *m* mit 1 Borste.



## (Diplosis-Gruppe THIENEMANN 1926.)

Larven: Hauptkamm mit ca. 20 Zähnen.

Puppen: Prothorakalhorn ohne Spitzen. In den basalen 3 Vierteln von Furchen umzogen. Jede Seitenspitze des Analsegments einfach.

*D. algarum* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Puppe: Länge: 2,5 mm. — Operculum: Mit Spitzen besetzt, 3 glatte Höcker, mittlerer sehr klein, die beiden äußeren mit je 1 Borste und 1 Mal. Lateral mit Furchen. — Prothorakalhorn: Stigmenzahl: ca. 15. Index:  $\frac{1}{8}$ . — Analindex:  $\frac{1}{5}$ .

*D. bistrata* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Larve (?): Länge: 3,5–4 mm. — Kopfindex:  $\frac{2}{3}$ . Antennen: Sehr kurz und dick,  $I$ :  $\frac{1}{2}$ . Labium: Mit breiter, runder Mittelplatte, lateral eingekerbt; lateral je 5–8 Zähne. Hauptkamm: Mit ca. 20–25 gleichgroßen Zähnen. — Analsegment: Mit 2 lateralen Chitinhöckern. Neben dem Nachschieberhaken befinden sich mehrere Reihen winziger Chitinspitzen.  $AI$ :  $\frac{1}{10}$ .



Abb. 30.  
*D. diplosis*,  
Operculum  
(40 ×).

Puppe: Länge: 3 mm. — Operculum: Mit Spitzen besetzt, ebenfalls die 2 Höcker, beide mit je 1 Borste und 1 Mal, lateral ohne Spitzen. — Prothorakalhorn: Stigmenzahl: ca. 16–20. Index:  $\frac{1}{7}$ . Analindex:  $\frac{1}{4}$ .

*D. diplosis* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Larve (?): Länge: 4–6 mm. — Kopfindex:  $\frac{30}{17}$ . Antennen: Sehr kurz und dick,  $I$ :  $\frac{1}{2}$ . — Labium: 1 große, runde Mittelplatte, lateral je 5 Zähne. Hauptkamm: 4 große Mittelzähne, die medianen kleiner, darauf je 8–10 Zähne. — Analsegment: Glatt,  $AI$ :  $\frac{1}{8}$ .

Puppe: Länge: 3–3,5 mm. — Operculum (Abb. 30): Mit Spitzen besetzt, ebenfalls die 3 Höcker. Die beiden medianen mit je 1 Borste und 1 Mal. Lateral ohne Spitzen. — Prothorakalhorn: Stigmenzahl: ca. 17, Index:  $\frac{1}{7}$ . Analindex:  $\frac{1}{4}$ .

*D. flaviventris* Goetgh. (*halobia* Kieff.) (THIENEMANN 1928).

Larve (?): Länge: 4–5 mm. — Kopfindex:  $\frac{2}{3}$ . Antennen: Kurz und dick,  $I$ :  $\frac{1}{1}$ . Labium: 1 einfache, zahnlose Platte. Hauptkamm: 4 Mittelzähne, die beiden medianen kleiner, lateral je 9 Zähne. — Analsegment: Lateral je 1 Chitinhöcker. Neben den Nachschieberhaken noch feine Chitindornen.  $AI$ :  $\frac{1}{10}$ .

Puppe: Länge: 3 mm. — Operculum: Glatt, 2 mediane, große Höcker mit je 1 Borste und 1 Mal. Lateral und median einige Falten. Prothorakalhorn: Stigmenzahl: ca. 25.  $I$ :  $\frac{1}{10}$ . — Analindex:  $\frac{1}{3}$ .

*D. subaequalis* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Puppe: Länge: 2,5 mm. — Prothorakalhorn: Stigmenzahl: 17–19,  $I$ :  $\frac{1}{9}$ . — Analindex:  $\frac{1}{4}$ .

*(Halophila-Gruppe THIENEMANN 1926.)*

Larven: Hauptkamm: Mit ca. 40 Zähnen.

Puppen: Prothorakalhorn: mit Schuppen bedeckt. — Analsegment: Medianer Höcker größer als der laterale. Analspitzen in 2 übereinanderliegende Spitzen gespalten.

*D. coarctata* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Larve (?): Länge: 6 mm. — Kopfindex:  $\frac{2}{3}$ . Antennen: Kurz und dick, *I*:  $\frac{1}{1}$ . — Labium: Mit runder Mittelplatte, lateral je 4 Zähne. Hauptkamm: ca. 45 gleichgroße Zähne. — *AI*:  $\frac{1}{20}$ .

Puppe: Länge: 4 mm. — Prothorakalhorn: Distal frei von Spitzen, Stigmenzahl: ca. 34. Index:  $\frac{1}{7}$ . — Analsegment: Ventraler Höcker mit Dorn, *AI*:  $\frac{1}{2}$ .

*D. geleiana* v. Zil. (v. ZILAH 1931).

Larve (?): Länge: 7 mm. — Kopfindex:  $\frac{1}{2}$ . Antennen: Kurz und dick, *I*:  $\frac{1}{1}$ . Labium: In der Mitte mit 3 großen Zähnen, lateral je 6–8. Hauptkamm: ca. 40 Zähne. — Analsegment: *I*:  $\frac{1}{5}$ .

Puppe: Länge: 3 mm. — Operculum: 2 große Höcker mit je 1 Borste und 1 Mal. Prothorakalhorn: Ganz mit Spitzen bedeckt, Stigmenzahl: 26, *I*:  $\frac{1}{8}$ . — Analsegment: Ventraler Höcker mit Dorn, *AI*:  $\frac{1}{2}$ .

*D. halophila* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Larve (?): Länge: 4–6 mm. — Kopfindex:  $\frac{2}{3}$ . Antennen: Kurz und dick, *I*:  $\frac{1}{1}$ . Labium: Mit 3 großen medianen Zähnen, lateral je 4. Hauptkamm: ca. 40 Zähne. — Analsegment: Mit 4 Chitinwülsten. Neben den Nachschiebern noch 1 Reihe von kleinen Chitinzähnen, *AI*:  $\frac{1}{6}$ .

Puppe: Länge: 3,5 mm. — Operculum: Mit Spitzen besetzt, mit 3 Höckern. Die beiden medianen glatt, mit je 1 Borste und 1 Mal. — Prothorakalhorn: Ganz mit Spitzen bedeckt. Stigmenzahl: 18–30, *I*:  $\frac{1}{6}$ . — Analsegment: Ventraler Höcker mit Dorn, *AI*:  $\frac{1}{2}$ .

*D. lignicola* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Puppe: Länge: 3 mm. — Prothorakalhorn: Distal frei von Schuppen. Stigmenzahl: 15, *I*:  $\frac{1}{6}$ . — Analsegment: Ventraler Höcker ohne Dorn, *AI*:  $\frac{1}{3}$ .

*D. pallidiventrís* Goetgh.

Puppe: Länge: 3 mm. — Prothorakalhorn (Abb. 31): Oberseite flach ohne Dornen. Stigmen nicht getrennt, alle zusammenhängend bilden eine Öffnung. Stigmenzahl: ca. 28, *I*:  $\frac{1}{4}$ . — Abdominalsegmente: III–VII: *dpm*<sub>3</sub> nur 1 Mal! — Analsegment: Ventraler Höcker ohne Dorn, *AI*:  $\frac{1}{4}$ .

Vorkommen: Litoral, Heidensee/Holst. 30. 6. 31.

*D. dufouri* Lab. (*sensualis* Kieff.) (THIENEMANN 1928).

Larve (?): Länge: 4 mm. — Kopfindex:  $\frac{1}{2}$ . Antennen: Sehr kurz, Index:  $\frac{1}{2}$ . Labium: ca. 22 Zähne, Mittelzahn etwas größer. — Haupt-



Abb. 31.  
*D. pallidiventrís*  
Prothorakalhorn  
(100 ×).

kamm: ca. 47 Zähne. — Analsegment: Lateral mit 2 Chitinwülsten, dicht darüber 1 Reihe feiner Dornen. Unter den Nachschieberhaken mehrere größere Dornen. Zwischen den Haken mehrere Reihen starrer Borsten. *AI*:  $\frac{1}{6}$ .

Puppe: Länge: 3 mm. — Prothorakalhörn: Oral und distal frei von Schuppen. Stigmenzahl: 12, *I*:  $\frac{1}{6}$ . — Analsegment: Ventraler Höcker ohne Dorn, *AI*:  $\frac{1}{3}$ .

*D. versicolor* Winn. (*hippocastani* Mik; *brevitibialis* Goetgh.) (Mik 1888; THIENEMANN 1928).

Larve: Länge: 7 mm. — Farbe der Larven weiß, grün, rot. Kopf-index:  $\frac{1}{2}$ . — Antennen: Kurz und dick, Index:  $\frac{1}{1}$ . Labium: ca. 14 bis 19 Zähne. Hauptkamm: ca. 50 Zähne. — Analsegment: Mit 4 Chitinwülsten, neben den Nachschiebern noch größerer und feinerer Chitindorn, *AI*:  $\frac{1}{4}$ .

Puppe: Länge: 4 mm. — Operculum (Abb. 32): Mit Spitzen besetzt, 6 Höcker, 2 glatte mediane mit je 1 Borste und 1 Mal, 2 glatte laterale und 2 mit Spitzen besetzte mediane ohne Beborstung. Lateral und median glatt. — Prothorakalhörn: Ganz mit Spitzen bedeckt, Stigmenzahl: ca. 15–28, Index:  $\frac{1}{7}-\frac{1}{9}$ . — Analsegmente: Ventraler Borstenhöcker mit 1 Dorn, *AI*:  $\frac{1}{2}$ .



Abb. 32. *D. versicolor*, Operculum (40 ×).

Es liegen folgende unvollständige Metamorphosebeschreibungen vor:

*A*: *Longipalpis*-Gruppe (?): *D. sp.* (GERCKE 1886). Die Puppe wurde unter *Ceratopogon* (*Forcipomyia*) *murina* Winn. beschrieben. Nach dem Bau des Prothorakalhorns gehört sie zweifellos zum Genus *Dasyhelea*. Ebenso scheint *Ceratopogon filibranchius* Lutz (LUTZ 1914) nach der Abbildung der Puppe zur gleichen Gruppe zu gehören.

*B*: *Diplosis*-Gruppe (?): *D. sp.* (BREHM 1926). Diese irrtümlich als *Culicoides* beschriebene Form ist mit *D. affinis* (MAYER 1934) nahe verwandt. Zur gleichen Verwandtschaft gehört die von BRUES 1928 irrtümlich zur *Longipalpis*-Gruppe gestellte *D. sp.*

*Halophila*-Gruppe (?): *D. bilineata* Goetgh., *D. flavifrons* Guérin und *D. obscura* Winn. (alle drei siehe THIENEMANN 1928).

Gruppenzugehörigkeit unbekannt: *D. sp.* (?) (HARNISCH 1932). Es wird eine Beschreibung von fossilen Puppen aus der Rotter Blätterkohle (Untermiozän) gegeben, die nach der Form des Analsegments in die Nähe des Genus *Dasyhelea* gestellt werden.

### Sectio *Ceratopogoninae* vermiformes.

MAYER 1934; THIENEMANN 1928.

Laich: Die Eier sind langgestreckt. Der Ei-Index ist meist größer als  $\frac{1}{4}$ .

Larven: Der Larvenkopf ist in Richtung der Körperachse ausgestreckt. Die Mandibeln sind einfach hakenförmig. Das Analsegment trägt terminal keine Haken, sondern feine oder dicke Borsten.

**Puppen:** Die Prothorakalhörner sind meist schlank und keulenförmig. Die Beborstung an den Abdominalsegmenten III–VII ist gleich. Die Analsegmente laufen in 2 gerade Spitzen aus. Sie sind ohne Höcker mit Borsten. Die Analspitzen besitzen an der Verzweigungsstelle 2 Male.

### Genus *Holoconops* Kieffer.

MAYER 1934.

**Puppe:** Cephalothorax? — Abdomen (Abb. 2<sub>6</sub>): II: *dpm* 3 Male, *Lpm* 3 Male, III–VII: *dpm* 3 Höcker, *Lpm* 3 Höcker, *v* 3 Höcker. Die Beborstung der Höcker ist bei den beiden bekannten Spezies verschieden. VIII: *dpm* 1 Höcker mit Haar, *Lpm* 2 Höcker mit je 1 Borste, *v* 1 Höcker mit Borste. Analsegment: Ventrolateral mit 1 Hörnchen.

### Genus *Parabezzia* Mall.

INGRAM, MACFIE 1922; MAYER 1934.

Da hier nur tropisches Material bekannt ist, und zwar nur eine Larve und 2 Puppen, so kann noch keine Allgemeinbeschreibung gegeben werden. Die Larvenbeschreibung erfolgt nach INGRAM, MACFIE (1922). In der Puppenbeschreibung wurden nur die gemeinsamen Merkmale angeführt.

*P. poikiloptera*. Larve: Länge: ca. 7–8 mm. Der Kopfindex beträgt  $\frac{1}{2}$ ; die Augen bestehen aus 2 Pigmentflecken, von denen der hintere der größere ist. Sie befinden sich kurz vor der Kopfmittle. Antennen und Palpen sind sehr groß. Die Mandibeln sind hakenförmig. Das Labrum trägt 4 gleiche Zähne am vorderen Rand. Der Pharyngeal-angulus ist kammförmig, lateral mit je über 7 Zähnen. Am Analsegment befinden sich dorsal und ventral je 2 Paar kräftige Borsten, die länger als die Hälfte des Analsegments sind, lateral je 1 Börstchen und je 1 kleines Härchen.

**Puppen:** Die Prothorakalhörner sind distal spitz und oral bauchig erweitert. Die Stigmen befinden sich distal (ca. 16–18) und auf dem bauchig erweiterten Basalteil (ca. 7–8). Die Abdominalsegmente III bis VII (Abb. 2<sub>7</sub>) haben ventral 3 Höcker, lateral 3, von denen die beiden äußeren 1 kurze Borste, der mittlere 1 langes Haar tragen. Dorsal befinden sich am unteren Rande 5, am oberen 1 Höcker. Beborstet sind *dpm* 1, 2, 5 und *dasm* 1. Das Analsegment läuft in 2 Spitzen aus, die verschieden gestaltet sein können.

### Genus *Culicoides* Latr.

CARTER, INGRAM, MACFIE 1920/21; MAYER 1934; THIENEMANN 1928.

**Laich:** Die Eier sind dunkel gefärbt und wahrscheinlich ohne Gallerthülle (Abb. 33). Abgelegt werden sie einzeln oder in kleinen

Gruppen, die aus wenigen, nebeneinanderliegenden Eiern bestehen. In den Tropen kommen Eipakete aus stehenden Eiern vor, die den Eipaketen von *Bezzia* ähneln. Einige Eier tropischer Formen besitzen auf der Hülle haarförmige Gebilde.

Larven: Der Kopf ist stark chitiniert und mit ausgebildetem Clypeus versehen.

Das Labrum ragt etwas über die Kopfkapsel vor. Die Mandibeln sind hakenförmig. Bei tropischen Formen ist das Auftreten eines kleinen Nebenzahns beobachtet worden. Die Prämandibeln sitzen dicht über den Mandibeln und sind sehr schwer zu erkennen. Sie sind

rudimentär und bestehen aus kleinen, kurzen Chitinstücken. Die Maxillen sind sehr gut entwickelt. Sie sitzen auf einer bauchig erweiterten Stelle des Mundfeldes und sind doppelt so lang wie breit. Am äußeren Ende befinden sich einige Sinnesstäbchen. Die Augen bestehen aus

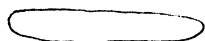


Abb. 33. *C. circumscriptus*, Ei (30 ×).



Abb. 34. *C. nubeculosus*, Antenne (680 ×).

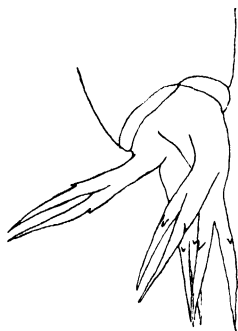


Abb. 35. *C. punctatidorsum*, Analschläuche (100 ×).

2 dunklen Pigmentflecken. Die Antennen (Abb. 34) sitzen dicht neben dem Labrum in einer Einbuchtung der Kopfkapsel. Sie bestehen aus einem großen kugelförmigen Basalglied und einem kleinen, auch kugelförmigen Endglied, neben dem eine Reihe von Papillen stehen.

Das Analsegment ist am analen Teil mit einer Reihe von feinen Börstchen besetzt. Mit 4 doppelten Analschläuchen (Abb. 35).

Es lassen sich nach der Form einiger Organe 2 Gruppen aufstellen, die aber nicht mit den Puppen-Gruppen zusammenfallen. Möglich ist es, daß es sich hier um 2 verschiedene Altersstufen handelt. Eine Klärung konnte bisher noch nicht erreicht werden. Die Gruppierung wurde daher nach den Puppen-Gruppen vorgenommen und bei der Larvenbeschreibung nur der gefundene Typ angegeben.

Puppen: Hier lassen sich 2 große Gruppen aufstellen, die aber folgende Merkmale gemeinsam haben: Die Prothorakalhörner sind gestielt. Die Posterodorsal-Platten tragen 3 Borstenmale, von denen eins mit einer Borste versehen ist. Die laterale und ventrale Beborstung der Abdominalsegmente ist gleich.

Gemeinsam ist beiden Gruppen auch die dorsale Beborstung des oberen Randes des Segments I: I: *dasm* 3 Börstchen und 1 Mal. *L* 2 Härchen und 1 Börstchen. II: *L* 2 kleine Borsten und 1 kleines Haar. III bis VII: *Lasm* 1 Höcker mit Borste, *Lpm* 3 Höcker; 1 und 3 mit Borste, 2 mit Haar. *v* 3 Höcker, 1 und 3 mit Borste, 2 mit Haar. VIII: *L* 3 Höcker, 1 und 3 mit Borste, 2 mit Haar. *v* 2 Höcker, 1 mit Borste 2 mit Haar. Analsegment mit 2 kurzen Spitzen.

### Larven.

#### *Nubeculosus*-Typ. (A)

(Dieser Larventyp wurde durch Einzelzucht erhalten.)

Die Kopfkapsel ist sehr dunkel chitiniert (Abb. 36. Die Mundwerkzeuge sind relativ leicht zu erkennen, da es meist größere Formen sind. Das Labrum trägt am oberen Rande eine Reihe von Sinnesstäbchen, und zwar 2 Gruppen. Auf der Innenfläche des Labrums befindet sich ein Paar größerer Borsten, daneben einige

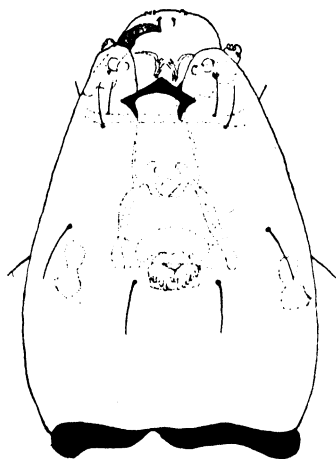


Abb. 36. *C. nubeculosus*, Kopf (190  $\times$ ).



Abb. 37. *C. nubeculosus*, Kauplatte (330  $\times$ ).

sehr winzige Härchen. Der Epipharynx besteht aus einer Reihe Härchen und einer hellen Chitinleiste, die fast rechtwinklig gebogen ist und in das Mundfeld hineinreicht. Das Labium besteht aus einer großen dreieckigen Platte, die am vorderen Rand sehr stark chitiniert ist. Das Pharyngealskelett ist sehr stark chitiniert und füllt die vordere Kopfkapsel in ihrer Breite aus. Die Kauplatte (Abb. 37) besteht aus 2 lateralen Chitinversteifungen. Darüber wölbt sich eine fein granulierte Chitinplatte, die nach hinten sehr stark chitiniert ist. Am hinteren Rande befindet sich eine Reihe feiner Borsten. Der Pharyngealangulus besteht aus 2 dicken Chitinbalken (Abb. 38), über denen sich ein

kompliziertes Plattensystem von 4 Platten befindet. Die obere Platte ist halbkugelförmig und läuft am unteren Rande in dicke, abgerundete Wülste aus. Dicht darunter liegt eine deutlich gezähnte Platte, die



Abb. 38. *C. nubeculosus*, Pharyngealanguis (510  $\times$ ).

auf einer anderen, stärker chitinierten fest-sitzt. Diese dritte Platte ist am Rande ebenfalls gezähnt; die Zähne sind jedoch nicht so spitz ausgebildet wie bei der zweiten Platte. Die vierte Platte ist geteilt. Sie besteht aus 2 Stücken, die ich als Hauptkamm be-

zeichne. Die Zähne sind sehr lang und verschieden ausgebildet. (Sie sind in MAYER 1934 als diagnostisches Merkmal benutzt worden.) Auf der Zeichnung befindet sich unter diesem Plattensystem eine feine, gezähnte Chitinhaut. Diese gehört sicher zur Pharynxwandung. Wahrscheinlich befinden sich dort noch mehr feine Chitinkämme. Sie sind jedoch nicht mit Sicherheit festzustellen, da sie außerordentlich dünnwandig sind. Die Augen bestehen aus 2 Pigmentflecken. Sie sind bisher als nierenförmig bezeichnet worden, was mit der Lage der beiden Pigmentkörper zu erklären ist. Die Augen liegen im hinteren Kopfdrittel.

### *Rivicola* (?) -Typ. (B)

(Da hier kein sicher gezüchtetes Material vorliegt, ist die Bezeichnung nur als provisorische zu betrachten.)

Die Kopfkapsel ist nicht so stark chitiniert wie beim vorhergehenden Typ. Sie hat daher immer eine gelbliche Farbe. Da wir es hier nur mit sehr kleinen Formen zu tun haben, sind die Mundwerkzeuge (Abb. 39) nur sehr schwer zu erkennen. Das Labrum trägt hier nur zwei Gruppen von Sinnesstäbchen am vorderen Rande. Der Epipharynx ist sehr kräftig entwickelt und besteht aus 2 Chitinplatten, die dicht vor der Mundöffnung stehen. Das Labium ist eine sehr dünne, nur bei gefärbten Larven deutlich erkennbare Chitinplatte. Der mediane Teil ist abgerundet. Lateral befinden sich je 3 kleine

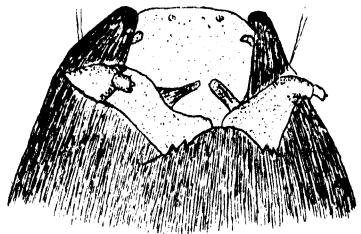


Abb. 39. *C. rivicola*, (?) Mundfeld (250  $\times$ ).

Chitinzähne. Das Pharyngealskelett füllt nur etwa zwei Drittel der vorderen Kopfbreite aus und ist ebenfalls nicht sehr stark chitinisiert. Die Kauplatte (Abb. 40) besteht aus je einer lateralen Chitinleiste. Eine zweite reicht nur bis zum vorderen Viertel. Zwischen diesen beiden Leisten zieht sich eine dicke Chitinplatte bis zur Hälfte der großen Lateralleiste. Über die beiden langen Lateralleisten spannt sich eine nur sehr dünne Chitinhaut. Am oberen Ende befinden sich noch zwei sehr dünne Chitinstäbchen, zwischen denen der Speicherkanal seinen Sitz hat. Der Pharyngealangulus (Abb. 41) hat zwei ge-

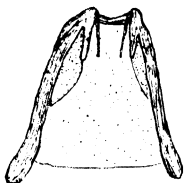


Abb. 40. *C. rivicola* (?).  
Kauplatte (330  $\times$ ).

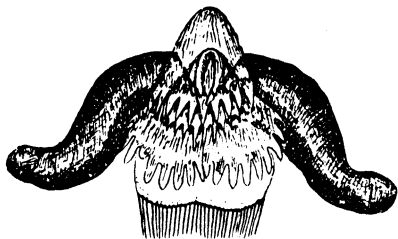


Abb. 41. *C. rivicola* (?). Pharyngealangulus  
(500  $\times$ ).

bogene Chitinleisten, worüber sich hier ein System von 4 Kämme spannt. Der Hauptkamm besteht aus 2 Kammlplatten, die etwas dicker als die darüber liegenden sind. Darunter befindet sich eine zum Pharynx gehörige Chitinhaut mit Zähnen und Borsten. Es können aber, wie wiederholt betont worden ist, auch mehrere Reihen sein. Die Augen bestehen hier sicher auch aus 2 Pigmentkörpern. Sie sind jedoch viel kleiner und liegen dichter beieinander als beim *nubeculosus*-Typ. Die Augen liegen in der Mitte.

### Puppen.

#### A.

Operculum: Mit kurzen Spitzen besät (Abb. 42). 2 große mediane Höcker mit 1 Borste und 1 Mal.

Cephalothorax: Oralfeld (Abb. 43): Ventral 2 Borsten, lateral 1 Borste. Dorsalfeld: Oral 1 großer Höcker mit dicker Stiftborste, median 1 großer Höcker mit Stiftborste, etwas lateral davon 1 Haar und 1 Mal, anal 1 kleiner Höcker mit kleiner Borste und 1 Mal.

Abdomen: (Abb. 2<sub>9</sub>) Die Höcker des II. Segments sind sehr klein oder fehlen ganz. Sonst gleicht die Beborstung den anderen Segmenten. II-VII: *dasm* 2 Höcker, 1 mit Haar, 2 mit Borste; *dpm*



5 Höcker, 1 mit Haar, 2 und 5 mit Borste, 3 und 4 mit Mal. VIII: *dpm*  
2 Höcker, 1 mit Haar, 2 mit Borste.

Die Abdominalsegmente haben am oberen Rand mehrere Reihen kleiner Chitindornen. Das Analsegment ist ebenfalls ventro-median mit solchen Dörnchen besät. Die Zeichnung der Segmente III–VII besteht dorsal aus 5 dunklen, runden Flecken in Segmentmitte und am

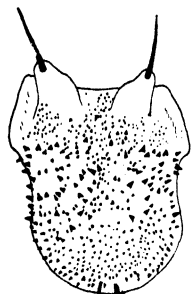


Abb. 42. *C. algarum*, Operculum (100 ×).

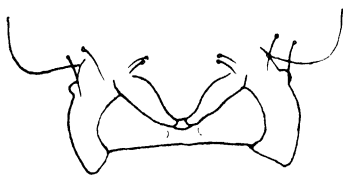


Abb. 43. *C. nubeculosus*, Oralfeld (100 ×).

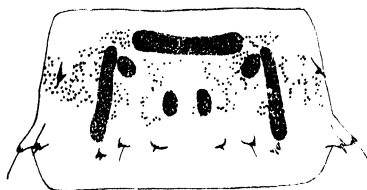
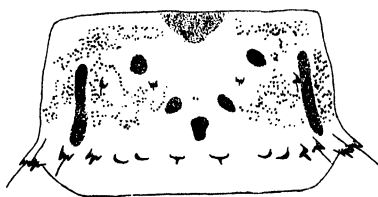


Abb. 44. *C. nubeculosus*, 4. Abdominalsegment, dorsal und ventral (100 ×).

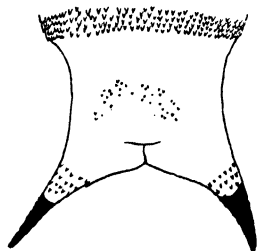


Abb. 45. *C. algarum*, Analsegment (100 ×).

oberen Rand ebenfalls aus einer dunklen Partie (Abb. 44). Zwischen den lateralen und dorsalen Höckern befindet sich in Körperrichtung je ein länglich ovaler Fleck. Ventral stehen median 2 runde, am oberen Rand und zwischen den ventralen und dorsalen Höckern länglich ovale Flecke.

Analsegment (Abb. 45): Die männlichen Genitalhüllen erreichen höchstens die Länge der Analspitzen.

### *Pulicaris*-Gruppe.

THIENEMANN 1928.

Die Prothorakalhörner (Abb. 46) sind länglich elliptisch. Nur am distalen Teil befinden sich die Stigmen. Der mediane Teil ist dicht mit kleinen Chitinspitzen besetzt.

*C. halophilus* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Puppe: Länge: 3,5 mm. Stigmenzahl (*Stz*): 11–12, Index des Prothorakalhorns (*IP*):  $\frac{1}{5}$ . Verhältnis der Stiellänge zum Prothorakalhorn (*St:P*) wie 1:5. Analindex (*AI*)  $\frac{2}{3}$ .

*C. pulicaris* L. (*pullatus* Kieff.) (THIENEMANN 1928).

Larve: Nach der Abb. 3 bei GOETGHEBUER zum Typ *B* gehörig. Die Analborsten sind in Abb. 2 sicher etwas übertrieben gezeichnet.

Puppe: Länge: 3,5 mm. — *Stz*: 11–15, *IP*:  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{6}$ , *St:P* = 1:4–6, *AI*:  $\frac{2}{3}$ .



Abb. 46. *C. halophilus*, Prothorakalhörn (130 ×).

*C. setosinervis* Kieff. (LEATHERS 1922 — nach LIPINA 1929 —, THIENEMANN 1928).

Larve: Länge: 5 mm. Typ *B*. — Kopfindex:  $\frac{1}{2}$ . Hauptkamm: Mit je 8–9 Zähnen.

Puppe: Länge: 4 mm. — *Stz*: 15–19, *IP*:  $\frac{1}{4}$ , *StP* = 1:4. — *AI*:  $\frac{1}{2}$ .

### *Nubeculosus*-Gruppe.

THIENEMANN 1928.

Die Prothorakalhörner sind keulenförmig (Abb. 47), oral meist breiter als distal. Der basale Teil ist meist mit stigmentragenden

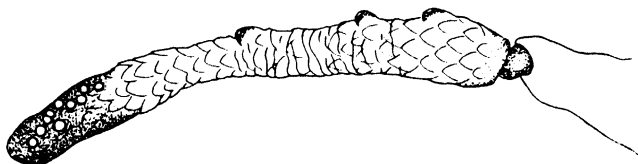


Abb. 47. *C. nubeculosus*, Prothorakalhörn (100 ×).

Warzen bedeckt. Die Spitzen sind größer als bei der vorigen Gruppe. [Unter Stigmenzahl ist hier die Gesamtzahl der Stigmen angegeben. Die Basalstigmen auf Warzen (*BW*) sind besonders angeführt.]

### Larven der *Nubeculosus*-Gruppe.

Spezies	<i>Lmm</i>	Typ	<i>KI</i>	Zähne des Hauptkammes
<i>algarum</i> Kieff. . . . .	4	B	$\frac{1}{2}$	9
<i>circumscriptus</i> Kieff. . . . .	5–6	A	$\frac{1}{2}$	9–10
<i>nubeculosus</i> Meig. . . . .	7–8	A	$\frac{1}{2}$	7–12
<i>pictipennis</i> Staeg. . . . .	4	A	$\frac{1}{2}$	9
<i>punctatidorsum</i> Kieff. . . . .	8	B	$\frac{3}{5}$	8
<i>riethi</i> Kieff. . . . .	7,5–8	A	$\frac{2}{3}$	7–11
<i>salicola</i> Kieff. . . . .	6	B	$\frac{2}{3}$	9
<i>salinarius</i> Kieff. . . . .	6	A	$\frac{2}{3}$	6–10

Puppen der *Nubeculosus*-Gruppe.

Spezies	Lmm	Stz	BW	IP	St/P	AI
<i>algarum</i> Kieff. . . . .	2,5	10-15	2-3	$\frac{1}{4}$	1:4	$\frac{1}{2}$
<i>circumscriptus</i> Kieff. . . . .	3,5	8	2-3	$\frac{1}{8}$	1:6	$\frac{1}{2}$
<i>crassiforceps</i> Kieff. . . . .	3	12-15	2	$\frac{1}{8}$	1:6	$\frac{1}{2}$
<i>fascipennis</i> Staeg. . . . .	2,5	11-12	2	$\frac{1}{6}$	1:5	$\frac{1}{2}$
<i>winnertzi</i> Edw. ( <i>festivipennis</i> Kieff.) . . . . .	2,5	8-10	3	$\frac{1}{5}$	1:4	$\frac{2}{3}$
<i>meinerti</i> Kieff. . . . .	2,5-3	10-14	1-3	$\frac{1}{6}$	1:4	$\frac{1}{2}$
<i>nubeculosus</i> Mg. . . . .	4,5	15-18	1-5	$\frac{1}{8}$	1:4	$\frac{1}{2}$
<i>pictipennis</i> Stg. . . . .	2	7-15	0-3	$\frac{1}{5}-\frac{1}{6}$	1:4-6	$\frac{1}{2}$
<i>punctatidorsum</i> Kieff. . . . .	3-3,5	10-17	2-5	$\frac{1}{9}$	1:4	$\frac{2}{3}$
<i>riethi</i> Kieff. . . . .	3,5-4	20-26	3-4	$\frac{1}{5}$	1:5	$\frac{1}{2}$
<i>salicola</i> Kieff. . . . .	3	10-15	2-3	$\frac{1}{5}$	1:5	$\frac{1}{2}$
<i>salinarius</i> Kieff. . . . .	3	13-18	2-4	$\frac{1}{5}$	1:6	$\frac{1}{2}$
<i>stigmaticus</i> Kieff. . . . .	2,5	8-10	2-4	$\frac{1}{5}$	1:5	$\frac{1}{2}$

Die Larven und Puppen der neu beschriebenen Metamorphosen wurden an folgenden Orten gefunden:

*C. circumscriptus* Kieff.: Oldesloe (Holst.), Brenner Moor in Binnensalzwassertümpeln. 7. 11. 31.

*C. fascipennis* Staeg.: Berlin-Tegel, im Graswurzelgeflecht des Tegeler Mühlenfließes. 26. 5. 31.

## B.

*Rivicola*-Gruppe.

THIENEMANN 1928.

Puppen: Operculum (Abb. 48): Mit langen Haaren dicht besetzt. Median 2 Höcker mit je 1 Borste und 1 Mal. Prothorakalhörn (Abb. 49): Die Stigmen verteilen sich über das ganze Horn. Das Horn ist flach, median verjüngt. Cephalothorax: Oralfeld: Lateral mit 1 Borste und 1 Mal. Dorsalfeld: Oral 1 großer Höcker mit Stiftborste, median 1 großer Höcker mit langer Borste, etwas lateral davon 1 kleiner Höcker mit 1 Haar und 1 Mal, anal 1 kleines Härchen und 1 Mal.

Abdomen (Abb. 2<sub>8</sub>): Die Höcker des II. Segments sind klein oder fehlen ganz. II-VII: *dasm* 2 Höcker, 1 mit Haar, 2 mit Borste. Zwischen beiden ist ungefähr in der Segmentmitte 1 Mal eingeschaltet. *dpm* 1 Höcker mit Borste und 1 Mal. VIII: *pm* 2 Höcker, 1 mit Haar, 2 mit Borste. Zwischen beiden ist 1 Mal eingeschaltet. — Die Segmente zeigen keinerlei Pigmentzeichnung.

Analsegment (Abb. 50): Oberer Rand mit einigen Reihen feiner Dornen. In der Segmentmitte 2–4 Reihen feiner Dornen. Die männlichen Genitalhüllen reichen weit über die Analspitzen hinaus.

*C. heterocerus* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Puppe: Länge 2 mm. *Stz*: 9, *IP*:  $\frac{1}{3}$ , *St:P* 1:3. *AI*:  $\frac{1}{3}$ . Die Spitzenreihen des Analsegmentes sind unterbrochen.

*C. rivicola* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Larve: Länge 4 mm. Typ B. Kopfindex:  $\frac{2}{3}$ . Hauptkamm: Mit je 9 Zähnen.

Puppe: Länge 2,5 mm. *Stz*: 8–9, *IP*:  $\frac{1}{5}$ , *St:P* = 1:4. *AI*:  $\frac{1}{3}$ . Spitzenreihen nicht unterbrochen.

*C. obsoletus* Meig. (*varius* Winn.) (THIENEMANN 1928).

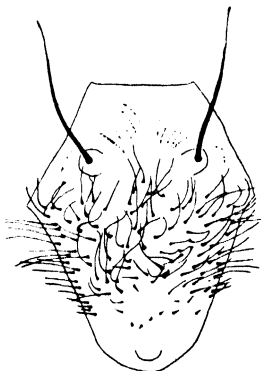


Abb. 48. *C. obsoletus*, Operculum (100 ×).

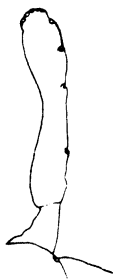


Abb. 49. *C. rivicola*, Prothorakalthorn mit Basalborste (200 ×).

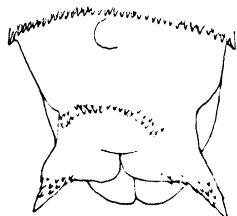


Abb. 50. *C. obsoletus*, Analsegment (140 ×).

Larve: Länge 4,5 mm. Typ B. Kopfindex:  $\frac{2}{3}$ . Hauptkamm: Mit je 6–9 Zähnen.

Puppe: Länge 2,5 mm. *Stz*: 7–9, *IP*:  $\frac{1}{5}$ , *St:P* = 1:3. *AI*:  $\frac{1}{3}$ . Spitzenreihen nicht unterbrochen.

Es liegen noch folgende unvollständige Metamorphose-Beschreibungen vor:

*Pulicaris*-Gruppe: *C. albicans* Winn. und *C. arcuatus* Winn. (THIENEMANN 1928).

*Nubeculosus*-Gruppe: *C. (Oecacta) furens* Poc. (PAINTER 1926); *C. phlebotomus* Will. (PAINTER 1926) und *C. varipennis* Coqu. (MALLOCH 1915).

Gruppenzugehörigkeit unbestimmbar: *C. meijereri* Kieff. (*guttipennis* Coqu.) (RIETH 1915).

*C. sp.* (PACKARD 1871): Die unter *Tanytus sp.* beschriebene Larve und Puppe gehören zweifellos zum Genus *Culicoides*. Die Puppe ähnelt in der Form des Analsegments *C. phlebotomus*.

*C. sp.* (BREHM 1926): Die hier beschriebene Larve ist nicht einzuordnen, da keine hinreichende Beschreibung vorliegt. Es bestände die Möglichkeit, daß auch die Larve zum Genus *Dasyhelea* gehört, da ich wiederholt beobachten konnte, daß das Analsegment bei Larven mit eingezogenem Nachschieberhaken nicht von

dem der *Culicoides*-Larven zu unterscheiden ist. Auf die Zugehörigkeit der Puppe zum Genus *Dasyhelea* ist weiter oben schon hingewiesen worden.

*C. maruim* Lutz (THIENEMANN 1928).

### Genus incertum.

Im folgenden wird die Beschreibung einer ungezüchteten Puppe aus dem Litoral der Haspertsperre Sauerland, Westfalen gegeben. Hier zeigen sich die Merkmale der Genera *Stilobezzia* und *Culicoides*. Nur das Prothorakalhörn ist ein bei diesen und anderen Genera nicht bekannter Typ. Die Beschreibung der Beborstung ist sehr lückenhaft, da sie nach einem Kanadabalsampräparat einer vollen Puppe gegeben wurde.

Puppe: Länge: 2,5 mm. — Prothorakalhörn (Abb. 51): Stigmen z. T. kreisförmig über das ganze Hörn verteilt, ohne Chitinspitzen. Stigmenzahl: ca. 31. Index:  $\frac{1}{3}$ . — Operculum: ? nur 2 Höcker mit je 1 Borste zu erkennen. Cephalothorax: Oralfeld: ?, Dorsalfeld: Oral 1 Höcker mit Borste, median 1 Höcker mit Borste, etwas lateral davon 1 Höcker mit Borste und 1 Mal, anal 1 Höcker mit Borste und 1 Mal. Prädorsalplatten: 1 Borste und 1 Mal (?).



Abb. 51. *Genus incertum*, Prothorakalhörn (130 ×).

Abdomen: I: *dasm* 2 Borsten und 1 Mal (?), *dpm* 1 Borste und 1 Mal (?). *L* 2 Borsten und 1 Haar (?).

Die Höcker der folgenden Segmente sind in lange Spitzen ausgezogen wie bei *Stilobezzia gracilis*. II: *dasm* 1: 1 Höcker mit Haar, 2: 1 Höcker mit Borste. *dpm* 1 Höcker mit Haar, 2 und 5 je 1 Höcker mit Borste, 3 und 4 je 1 Höcker mit Mal.

*Lasm* 1 Höcker mit Borste, *Lpm* 1 und 3: je 1 Höcker mit Borste, 3: 1 Höcker mit Haar. III–VII: *d* und *L* wie bei II, *v* 1 und 3: je 1 Höcker mit Borste (?), 2: 1 Höcker mit Haar (?). VIII: *dpm* 1: 1 Höcker mit Haar, 2: 1 Höcker mit Borste. *Lpm* 1 und 3: je 1 Höcker mit Borste, 2: 1 Höcker mit Haar. *v* 1: 1 Höcker mit Borste (?), 2: 1 Höcker mit Haar (?). — Analsegment: Analspitzen zur Körperachse senkrecht, Analindex:  $\frac{1}{2}$ .

### Genus *Stilobezzia*.

CARTER, INGRAM, MACFIE 1920/21; MAYER 1934; THIENEMANN 1928.

Larven: Im Larvenstadium ist keine paläarktische Form bekannt, so daß hier die Beschreibung einer tropischen Form *St. notata* var. *perspicua* erfolgt. Die Kopfkapsel ist nicht sehr stark chitiniert, so daß die Analyse der Mundwerkzeuge (Abb. 52) einige Schwierigkeiten bereitet. Das Labrum trägt am oberen Rande der Innenseite einige Sinnespapillen, hinter denen sich ein kleines Feld mit winzigen Härchen

befindet. Der Epipharynx ist stark reduziert und besteht aus einigen wenigen Börstchen. Die Prämandibeln sind ebenfalls zurückgebildet. Sie liegen zu beiden Seiten des Epipharynx. Die Mandibeln sind stark chitiniert. Sie bestehen aus einem einfachen Haken. Die Maxillen sind ungewöhnlich groß und lang. Das Mundfeld ist an ihrer Basis sackförmig erweitert und bildet den Basalkegel. Auf diesem sitzt das erste Maxillenglied, auf dem sich 2 längere und einige kürzere Sinnespapillen befinden. Das Labium ist sehr dünn und besteht aus einer medianen dreieckigen Platte. Lateral sind je 12 sehr kleine Zähne vorhanden. Der Hypopharynx scheint hier vollkommen zu fehlen.

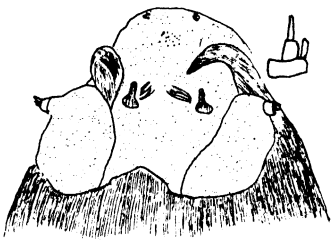


Abb. 52. *St. notata* var. *perspicua*, Mundfeld und Antenne (250 ×).

Die Augen bestehen aus 2 dunklen Flecken, von denen der oral-gelegene der kleinere ist.

Die Antennen (Abb. 52) sitzen dicht neben dem Labrum. Sie sind dreigliedrig. Das Basalglied ist sehr breit, während das 2. Glied etwas kleiner ist. Neben dem 2. Glied steht ein kleines Sinnesstäbchen. Das 3. Glied ist lang und dünn, distal zugespitzt.

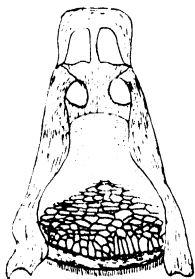


Abb. 53. *St. notata* var. *perspicua*, Kauplatte (250 ×).

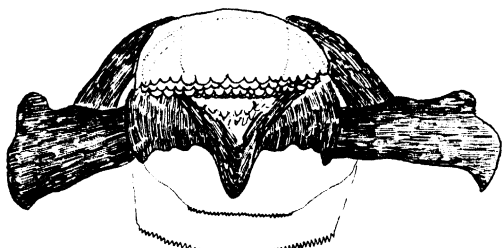


Abb. 54. *St. notata* var. *perspicua*, Pharyngealanguis (500 ×).

Das Pharyngealskelett ist hier etwa kleiner als bei *Culicoides*. Die Kauplatte (Abb. 53) ist sehr schwach chitiniert, mit Ausnahme des unteren Teils der medianen Chitinplatte. Dieser Teil trägt ein nach oben gerichtetes Netzwerk von hohen Chitinleisten. Der Pharyngealanguis (Abb. 54) besteht aus 2 medianen Zahn- oder Kammteilen. Die obere Zahnplatte ist halbkugelförmig und an der unteren Fläche mit vielen Reihen kleiner, runder Zähnchen besetzt. Der untere Kamm ist stark chitiniert und unpaarig. Er trägt einen stark vorgewölbten

medianen, großen Chitinzahn und lateral je 3 oder 4 abgerundete Chitinhöcker. Daran an schließen sich die schon bei *Dasyhelea* erwähnten zarten, gezähnten Chitinhäute, von denen hier nur zwei zu erkennen sind.

Die Körpersegmente sind mit winzigen Haaren besetzt. Das Analsegment (Abb. 55) trägt an seinem terminalen Ende 4 Paar Härchen. Jedes Paar besteht aus einem langen und einem kurzen Haar.

Puppen: Die Prothorakalhörner sind verschieden geformt. Das Operculum ist ebenfalls verschieden beborstet. Bei allen Species tragen jedoch die 2 medianen Höcker je 1 Borste und 1 Mal. Das Oral-feld unterscheidet sich von dem anderer Genera durch das ungeteilte Labium. Das Labrum trägt 2 Male mit verschiedenen Borsten. Die Höcker oberhalb der Palpen tragen 3 Male, die verschieden beborstet sind. Das Dorsalfeld hat oral 2 Borsten, median 1 Borste und 1 Mal, anal 1 Mal. Auf den Prädorsalplatten befinden sich 3 Male, das mittlere mit 1 Borste.

Die Abdominalsegmente I, II, III-VII und VIII sind verschieden beborstet. Segment I: *dpm* mit 4 Malen, verschieden beborstet, *dasm* 2 Borsten, *L* 3 Borsten. Segment II: *dpm* 5 Male, verschieden beborstet, *dasm* 1 Höcker mit Borste. Segment VIII: *dpm* und *v* je 2 Höcker. — Das Analsegment zeichnet sich durch senkrecht zur Körperachse stehende Analspitzen aus.

Auf Grund der Lateralborsten der Segmente III-VIII lassen sich 2 Gruppen aufstellen. Die erste Gruppe, die nach der zuerst bekannten tropischen Form *St. spirogyra* CIM (MAYER 1934) zu nennen ist, trägt lateral 3 Höcker. Die andere Gruppe — nach der allein bekannten Form: *St. gracilis*, trägt lateral 4 Höcker. Die Zeichnung der Abdominalsegmente besteht nach CARTER, INGRAM, MACFIE ventral aus 3 und dorsal aus 5 Flecken. An dem vorhandenen Material war keine Zeichnung zu sehen.

### *Spirogyra*-Gruppe.

*St. sp.* Puppe: Länge: 3 mm. — Operculum ?. — Prothorakalhörn (Abb. 56): Keulenförmig, mit 2 Borstenreihen, die zu beiden Seiten der Stigmen stehen. Stigmenzahl: ca. 16, Index:  $\frac{1}{5}$ . — Cephalothorax: Oral-feld: Median 1 Borste, 1 Mal; lateral 1 Borste, 2 Male.

Abdomen (Abb. 2<sub>10</sub>): I: *dpm* 1 und 4: 1 Mal, 2 und 3: 1 Borste. II: *dpm*<sub>3</sub> 1 Mal, 1, 2, 5 mit längerer, 4 mit kürzerer Borste. *L*<sub>2</sub> 1 Haar, 1 und 2 je 1 Borste. III-VII: *dpm* 1 und 2: 2 an der Basis verschmolzene Höcker, nur 1 mit Borste; 3: 1 Mal, 4 mit kürzerer, 5 mit längerer Borste. *dasm* 1 Höcker mit Borste. *L* sehr stark hervorstehende Höcker,

1 und 3 mit Borste, Höcker 2 etwas kleiner mit Haar. *v* 3 Höcker, die zur Segmentmitte kleiner werden. 1 mit winzigem Haar, 2 mit kürzerer, 3 mit längerer Borste. VIII: *dpm* 2 Höcker, 1 mit Haar, 2 mit Borste. *L* wie III–VII. *v* 2 Höcker, deren Beborstung nicht zu erkennen ist.

Vorkommen: Litoral — Vierwaldstätter See aus einer Tiefe von 2 m.

### *Gracilis*-Gruppe.

*St. gracilis* Hal. (THIENEMANN 1928).

Puppe: Länge: 3 mm. — Operculum (Abb. 57): Oral mit Spitzen, dorsal mit Höcker besetzt. Der dorsale Rand ist mit einer dichten Reihe von größeren Höckern besetzt, median 2 große Höcker. — Prothorakalhörn (Abb. 58): Fast zylindrisch, distal abgerundet mit kurzem Stiel. Stigmenzahl: 13–16, Index:  $\frac{1}{5}$ . — Cephalothorax: Oralfeld: *m* 1 kurze und 1 lange Borste, *L* 1 Borste, 2 Male.



Abb. 55. *St. notata*  
var. *perspicua*,  
Analende (100 ×).



Abb. 56. *St. sp.*, Prothorakalhörn  
(140 ×).

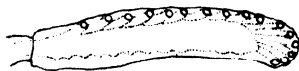


Abb. 58. *St. gracilis*,  
Prothorakalhörn (130 ×).

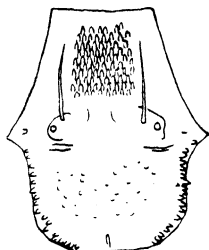


Abb. 57. *St. gracilis*,  
Operculum (100 ×).

Abdomen (Abb. 2<sub>11</sub>): I: *dpm* 1 und 2 mit Borsten, 3 und 4 mit je 1 Mal. — II: *dpm* 1, 2 und 5 je 1 Borste, 3 und 4 je 1 Mal. *L* 1, 2, 3 und 4 je mit 1 Borste. III–VIII: Höcker sind in 2 lange Spitzen ausgezogen. III–VII: *dpm* 1, 3, 5 je 1 Höcker mit Borste, 2 und 4: 1 Mal, 6: 1 Börstchen, das dorso-median liegt; *dasm* 1 Höcker mit Borste. *L* 1, 2, 3 und 4 je 1 Höcker, der größer als der dorsale ist, mit langer Borste. *v* 3 Höcker, von der Größe der dorsalen, mit Borste. VIII: *L* wie III bis VII. *dpm* 1 und 3 mit je 1 Borste, 2 nur 1 Mal. *v* 1 und 2 mit je 1 Borste.

### Genus-Gruppe *Dicrobezzia* s. l.

(*Dicrobezzia*, *Johannsenomyia*, *Nilobezzia*, *Parrotia*.)

Puppe: Das Dorsalfeld zeichnet sich durch einen oralen Doppelhöcker mit 2 Borsten aus. Median in der üblichen Anordnung stehen 1 Höcker mit Borste und 1 Mal. Analwärts 1 Höcker mit Borste und 1 Mal. Die Prädorsalplatten tragen je 1 Mal.

Das Abdomen hat folgendes Borstenschema: I: *dpm* 1: 1 lange, 2: 1 kurze Borste, 3: 1 Mal, 4: verschieden. *L* 1 hervorstehender Höcker mit Mal, an der Basis 1 Mal und 2 kleine Börstchen. II: *dasm* 2 Höcker,



1: mit langer, 2: mit kurzer Borste. Unter 1 der Schalthöcker mit Mal. Dieser Höcker ist nicht immer scharf ausgeprägt. *dpm* bei I: Höcker sind nicht ausgebildet bei *Nilobezzia* und *Parrotia*. *Lasm* 2 Male mit verschiedener Beborstung. *Lpm* 2 Höcker (ausgenommen *Nilobezzia*), 1 und 2 mit je 1 kurzen Borste. **III–VII**: *dasm* wie bei II, *dpm* wie bei I, nur 2 Höcker überall ausgebildet. Höcker 1 klein, Höcker 2 etwas größer, 4 wie 2. *Lasm* wie bei II, nur hier Höcker ausgebildet. *Lpm* Höcker überall ausgebildet, sonst wie II. *v* 3 Höcker von verschiedener Größe. 1 mit kurzer, 3 mit längerer Borste, 2 mit langem Haar. **VIII**: *Lpm* 2 große und 1 mittlerer kleiner Höcker. 1 und 3 mit kurzer, 2 mit langer Borste. — Analsegment: Analspitzen kurz und etwas gebogen, mit 2 Malen.

### 1. Genus *Nilobezzia* Kieff.

MAYER 1934.

Puppe: Oralfeld: Median und lateral je 2 dicke Borsten. Dorsalfeld: Höcker klein.

Abdomen: **I**: *dasm* 2 kleine Höcker ohne Borsten und darunter das dem Schalthöcker entsprechende Mal. *dpm* 1–3 ohne Höcker, 4: 1 kleiner Höcker mit Mal. **II**: *dpm* wie bei I. *L* ohne Höcker. **III** bis **VII**: *dpm* 1, 2 und 3 mit Höckern, Beborstung wie bei I. *Lasm* 1 und 2 mit langer Borste auf kleinen Höckern. *v* 3 kleine Höcker von gleicher Größe.

Die Zeichnung dieser Segmente besteht ventral aus einem mittleren herzförmigen Fleck und 2 oberen kleinen, runden Flecken. Zwischen *v*- und *L*-Höckern eine senkrechte Fleckzeichnung. Dorsal sind 3 große Flecke und 2 kleinere. Zwischen *d*- und *L*-Höckern ebenfalls senkrechte Fleckzeichnung. **VIII**: *dpm* 2 Höcker, 1 mit kurzer, 2 mit langer Borste. *v* 2 Höcker, 1 mit Mal, 2 mit langer Borste.

### 2. Genus *Parrotia* Kieff.

MAYER 1934.

Puppe: Oralfeld: Median und lateral je 1 Borste. Nur die laterale sehr dick. Neben dieser 1 Mal. Dorsalfeld: Höcker klein.

Abdomen: **I**: *dasm* 1: 1 lange, 2: 1 kurze Borste, darunter das Mal. *dpm* 1–3 mit Höckern, 4: 1 Höcker mit kurzer Borste. **II**: *dpm* wie bei I. *L* Höcker klein. **III–VII**: *Lasm* 1: mit langer, 2: mit kurzer Borste. *v* 3 Höcker, Höcker 1 sehr klein, die übrigen größer. Die Zeichnung wie *Nilobezzia*, nur ventral 3 gleiche runde Flecke. **VIII**: *dpm* 2 Höcker,

1 mit langer, 2 mit kurzer Borste. *v* 2 Höcker, 1 mit kurzer, 2 mit langer Borste.

### 3. Genus *Dicrobezzia* Kieff. und *Johannsenomyia* Mall.

THIENEMANN 1928.

Laich: Jedes Ei ist mit einer Gallerthülle umgeben, mit der sie lateral aneinanderkleben. Eipaket fadenförmig und gedreht, nur aus einer Eireihe bestehend (Abbildung 59).

Puppe: Oralfeld: Median 2 dicke Borsten, lateral 2 dünne Borsten und 1 Mal. Dorsalfeld: Höcker groß.

Abdomen (Abb. 2<sub>12</sub>): I: *d* wie die Segmente III–VII. II: *d* und *L* wie die Segmente III–VII. III–VII: *dpm* 1, 2 und 4 mit Höckern, 4 mit kurzer Borste. Höcker *dasm* 2 und *dpm* 4 sehr groß. *Lpm* Höcker noch etwas größer. *Lasm* 2 kleine Höcker, 1 mit langer, 2 mit kurzer Borste. *v* 3 Höcker, Höcker 1 groß, Höcker 3 am kleinsten. Dorsalzeichnung wie *Nilobezzia*, nur medianer Fleck länglich. Ventralzeichnung: 3 längliche Flecken, senkrechte Zeichnung zwischen *d*- und *L*-Höckern wie *Nilobezzia*. VIII: *dpm* 2 Höcker, 1 mit langer, 2 mit kurzer Borste. *v* 2 Höcker, 1 mit kurzer, 2 mit langer Borste.



Abb. 59. *D. venusta* var. *concinna*, Laichschnur (Photo Dr. LENZ).

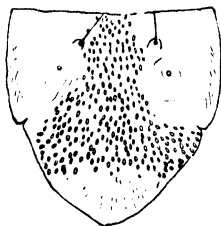


Abb. 60. *J. dentata*, Operculum (100 ×).



Abb. 61. *Dic. venusta*, Operculum (40 ×).



Abb. 62. *J. dentata*, Prothorakalhorn (130 ×).



Abb. 63. *J. inermis*, Prothorakalhorn (140 ×).

Puppen der *Dicrobezzia-Johannsenomyia*-Gruppe.

Name	PI	Zahl der Stigmen	AI	L mm
<i>J. breviforceps</i> Kieff. . . . .	$\frac{1}{2}-\frac{1}{3}$	15	$\frac{2}{3}$	7
<i>J. dentata</i> Kieff. . . . .	$\frac{1}{2}-\frac{1}{3}$	9-10	$\frac{2}{3}$	4-5
<i>J. inermis</i> Kieff. . . . .	$\frac{1}{3}$	12-16	$\frac{1}{3}$	6
<i>J. nitida</i> Macq. . . . .	$\frac{1}{3}$	11	$\frac{1}{2}-\frac{1}{3}$	4,5
<i>D. venusta</i> Mg. ( <i>mundus</i> Loew) . . . . .	$\frac{1}{2}-\frac{1}{3}$	13-15	$\frac{1}{2}$	5

Hierher wahrscheinlich zugehörig: Die Puppen von *J. albaria* Coqu. (MALLOCH 1914) und *J. flavidula* Mall. (MALLOCH 1914). Die Beschreibungen sind diagnostisch nicht zu verwerten.

Genus (?) *Homohoelea* Kieff.

MAYER 1934.

Puppe: Cephalothorax: Oralfeld: Median 2 Borsten, lateral 2 sehr lange Borsten (ca. 3mal so lang wie die medianen). Dorsalfeld: Ohne Höcker, oral 1 Borste, median 1 Borste und 1 Mal, anal 1 Borste und 1 Mal. Prädorsalplatten: je 1 Mal.

Abdomen (Abb. 2<sub>13</sub>): Ohne Zeichnung. — I: *dasm* 1: 1 Mal, 2: 1 Haar und 3: 1 kurze Borste. *dpm* 1: 1 Haar, 2: lange Borste, 3: 1 Mal, 4: 1 Mal. *L* 2 Börstchen und 1 winziges Haar. II-VII: *dasm* 1: 1 Mal, 2 und 3: je 1 Haar. *dpm* 1 und 2 zu einem großen Höcker verschmolzen. Höcker mit 1 langen Borste, die terminal verdickt ist, und 1 Haar, 3 und 4: je 1 Mal. *Lasm* 2 kleine Höcker, beide mit 1 Haar. *Lpm* 1: 1 sehr großer Höcker, beide mit 1 Haar. *Lpm* 1: 1 sehr großer Höcker, 2: 1 etwas kleinerer Höcker, beide mit Borste von Höckerlänge. III-VII: *v* ohne Höcker, 1 mit langer Borste, 2 mit kürzerem Haar, 3 mit langer Borste. VIII: *v* 2 Höcker, beide mit langer Borste; zwischen beiden Höckern 1 Haar. *L* 1: 1 kleiner Höcker mit langer Borste, 2: 1 langer, analwärts gebogener Dorn mit 1 Haar und 1 Mal. *dpm* 2 Höcker, die sich an der Basis berühren, 1: mit langem Haar, 2: mit längerer Borste. Analsegment: Terminal in 2 sehr lange, parallele Spitzen auslaufend. Dorsalseiten der Spitzen mit je 1 langen Borste. — Analindex:  $\frac{1}{2}$ .

Genus *Sphaeromias* Sph.

Larven: Da nur Material von *S. fasciata* vorlag, folgt hier die Beschreibung der Larve dieser Species.

Der Kopf ist im Verhältnis zu der sehr großen Larve nur sehr klein. Die Mundwerkzeuge ähneln denen des Genus *Culicoides* wie auch der

ganze Typus der Larve. Länge: 17 mm. Das Labrum ragt über die Kopfkapsel hinaus. An den Ansatzstellen der Kopfkapsel sitzen mehrere Borsten. Die Palpen des Labrums sind sehr schwer zu erkennen, da sie stark hyalin sind, wie das ganze Labrum. Am vorderen Rand sitzen je 2 Paar, etwa nach innen noch ca. 5 Paar in der Form kleiner Stäbchen. Der Epipharynx trägt an dem in das Mundfeld hineinragenden Teil einige kleine, sehr dünne Häkchen und ungefähr 2 kleine Börtchen. Die Prämandibeln sind rudimentär. Sie sind etwas größer als bei *Culicoides* und sitzen dicht hinter den Mandibeln. Die Mandibeln sind einfach hakenförmig und schräg nach unten gerichtet. Die Maxillen sitzen auf einer blasenförmigen Erhöhung der den Rand des Mundfeldes überziehenden Chitinhaut. Das Basalglied ist doppelt so lang



Abb. 64.  
*Sph. fasciata*,  
Antenne  
(500 ×).



Abb. 65.  
*Sph. fasciata*.  
Kauplatte (130 ×).

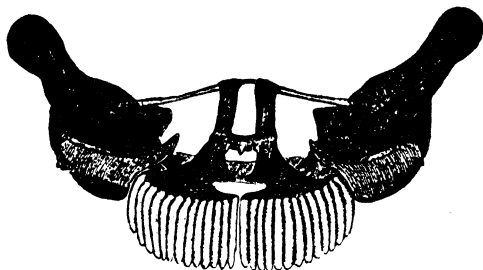


Abb. 66. *Sph. fasciata*, Pharyngealanguis (375 ×).

wie breit. Auf ihm stehen 3 kleine Sinnesstäbchen. An der Basis der blasenförmigen Erhöhung stehen noch ca. 4–6 kleine Sinnesstäbchen, von denen das eine zweigliedrig ist.

Das Labium besteht aus einer dünnen abgerundeten Chitinplatte, die lateral in je 1 scharfe Spitze ausläuft. Dicht darunter befindet sich der hier deutlich sichtbare Hypopharynx. Er besteht aus 2 Chitinlappen, die anscheinend an das Labium festgewachsen sind. Median befindet sich ein spitzer Chitinhöcker, der nach oben in die Mundhöhle hineinragt.

Die Augen liegen im Kopfinnern und bestehen aus einer eingebuchteten Pigmentmasse.

Die Antennen (Abb. 64) sind zweigliedrig. Auf dem kurzen, breiten Basalglied sitzt das halbkugelförmige Endglied, neben dem einige längere und kürzere Sinnesstäbchen stehen.

Das Pharyngealskelett ist relativ groß. Die Kauplatte (Abb. 65) besteht aus 2 lateralen Chitinbalken, die in halber Höhe mit je einem Chitinwinkel verwachsen sind. Über die Lateralbalken ist eine dünne Chitinhaut gespannt. Am Pharyngealanguis (Abb. 66) sind 3 Teile

zu unterscheiden. Seitlich sitzen die median hin stark verdickten Fulcra, die je einen sehr dünnen Chitinkamm am medianen Ende tragen. Der 3. Teil, der in der Mitte liegt, besteht aus 2 Chitinstücken, die oben durch eine einfache und in der Mitte durch eine gezähnte Leiste verbunden sind. Am unteren Ende trägt jedes dieser Chitinstücke einen Kamm mit ca. 14–16 Zähnen. Vom oberen Teil des mittleren Stücks ziehen sich nach den beiden Seiten einfache Chitinleisten hin.

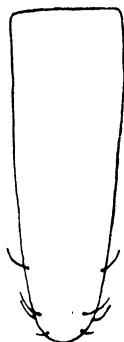


Abb. 67. *Sph. fasciata*,  
Analsegment (30 ×).

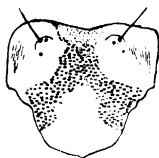


Abb. 69. *Sph. fasciata*,  
Operculum (30 ×).

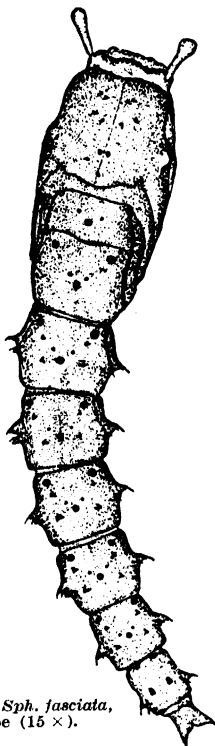


Abb. 68. *Sph. fasciata*,  
Puppe (15 ×).

Der hintere Rand der Kopfkapsel ist in eine Spitze ausgezogen, die in das I. Segment eingezogen ist.

Das Analsegment (Abb. 67) ist glatt. Am analen Ende befinden sich einige kleine Börstchen.

Puppen (Abb. 68): Die Prothorakalhörner sind flach, distal abgerundet und breiter als an der Basis. Die Oberfläche ist glatt. Die Stigmen stehen in mehreren Reihen dicht nebeneinander, so daß ihre Zahl schwer zu bestimmen ist. Es sind ca. 50 Stigmen. Der Index beträgt  $\frac{1}{3}$ . Die Prädorsalplatten tragen je 1 Mal.

Die Behorftung der Abdominalsegmente (Abb. 2<sub>14</sub>) an den Segmenten III–VII ist gleich. I: *dasm* 2 Höcker, an der Basis zusammenhängend mit je 1 Borste. *dpm* 1: 1 lange, 2 und 4: 1 kurze Borste. 3: 1 Mal. *L* 3 Höcker, an der Basis zusammenhängend, der mittlere mit langer, die anderen mit kurzer Borste. II: *dasm* 1: 1 Mal, 2: 1 kleiner Höcker mit langer und 3: 1 kleiner Höcker mit kurzer Borste. *dpm* Höcker 1 und 2 an der Basis zusammenhängend, 1 mit langer, 2 mit kurzer Borste, 3: 1 Mal, 4: 1 kleiner Höcker mit kurzer Borste. III–VII: *dasm* wie bei II, nur die Höcker etwas größer; Höcker 3 ist größer als 2. *dpm* ebenfalls wie bei II, nur die Höcker etwas größer.

*Lasm* 1 Höcker mit langer Borste, *Lpm* 1: 1 großer Höcker mit kurzer Borste, Höcker 2 + 3: 1 großer Höcker, terminal mit kurzer, etwas basaler mit langer Borste. *v* 3 kleine Höcker, meist 1 und 2 an der Basis zusammenhängend, 1 und 3 mit kurzer, 2 mit langer Borste. **VIII:** *dpm* 2 an der Basis zusammenhängende Höcker, 1 mit kurzer, 2 mit langer Borste. *Lpm* beide Höcker so wie bei III–VII. *v* 2 an der Basis zusammenhängende Höcker, 1 mit kurzer, 2 mit langer Borste.

Die Zeichnung der Segmente besteht dorsal aus 5 dunklen Flecken, der untere und die beiden oberen sind die größten. Ventral unterscheidet sich die Zeichnung bei den beiden bekannten Species. Jedoch ist bei beiden eine senkrechte Reihe von Flecken vorhanden, die die Ventralfläche von der Lateralfläche trennt.

Das Analsegment läuft in 2 kurze, etwas gebogene, scharfe Spitzen aus.

*Sph. fasciata* Meig. (THIENEMANN 1928).

Larve: s. o.

Puppe: Länge 8 mm. — Operculum (Abb. 69): Median mit kleinen Schuppen besetzt, die zum oralen Teil kleiner werden. Lateral einige kleine Falten, 2 Höcker mit je 1 Borste und 2 Malen. — Cephalothorax: Oralfeld: Median 1 Borste, 1 Haar und 1 Mal jederseits, lateral je 1 Borste und 1 Haar. Dorsalfeld: Oral 1 kleiner Höcker mit Borste, median 1 kleiner Höcker mit Borste, etwas lateral davon 1 Mal und 1 Borste, anal 1 kleiner Höcker mit Borste und 1 Mal. — Abdominalsegment II: *L* 3 kleine Höcker, 1 und 3 mit kurzer, 2 mit langer Borste. Die Zeichnung auf der Ventralseite der Segmente III–VII besteht aus 2 oberen Flecken und einem mittleren, herzförmigen. — Analindex:  $\frac{1}{3}$ .

*Sph. ocularis* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Puppe: Länge: 7 mm. — Operculum: ?. — Cephalothorax: Oralfeld: Median je 1 Borste und 2 Male, lateral je 1 Borste und 1 Mal. Dorsalfeld: Oral 1 Höcker mit Borste, median 1 Höcker mit Borste, etwas lateral davon 1 Mal und 1 Höcker mit Mal, anal 1 Höcker mit Borste und 1 Mal. — Abdominalsegment II: *Lpm* 2 Höcker von der gleichen Größe wie an III–VII, 1 mit kurzer Borste, 2 + 3 terminal mit Stiftborste, etwas basaler 1 lange Borste. Die Zeichnung auf der Ventralseite der Segmente III–VII besteht aus 4 dunklen Flecken, die oberen sind durch eine dunkle Linie verbunden. Analindex:  $\frac{2}{3}$ .

*Sph. copiosa* Kieff. (THIENEMANN 1928; ZAVŘEL 1926).

Die Larven- und Puppenbeschreibung beschränkt sich auf die Längenangaben; Larven: 15 mm, Puppen: 8–9 mm.

Zugehörigkeit unsicher:

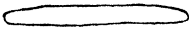
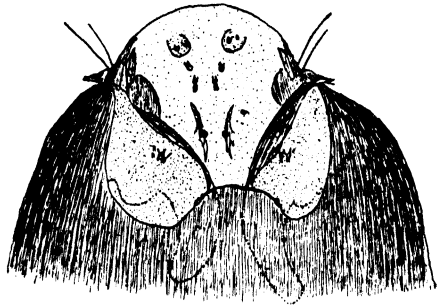
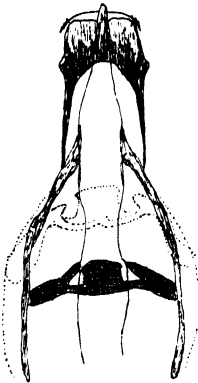
Die von SELIGO 1931 beschriebene *Culicoides* sp. gehört nach dem Bau des Pharyngealanguis sicher zu *Sphaeromyias*. Übereinstimmend sind Größe und Zahl der Zähne des Pharyngealskeletts.

Genus-Gruppe *Bezzia* s. l.

THIENEMANN 1928.

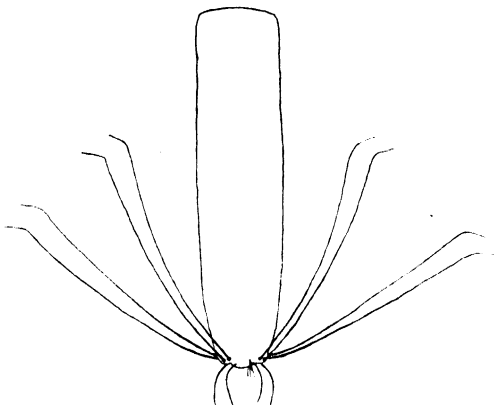
**Laich:** Die Eier (Abb. 70) sind meist mehr als 4mal so lang wie breit. Sie sind in eine Gallerthülle eingebettet. In den scheibenförmigen, meist halbellipsoidischen Eipaketen stehen die Eier zuerst senkrecht.

**Larven:** Die Larvenform ist bei dieser Gruppe ganz einheitlich. Der Kopf ist keilförmig, mehr als doppelt so lang wie breit. Da der Kopf sehr klein ist, ist die Analyse der Organe sehr schwierig (Abb. 71). Das Labrum trägt innen am vorderen Rande 2 kleine Wülste mit je 2 Papillen, etwas weiter nach innen je 1 kleine Papille. In der Mitte steht je ein Paar sehr kleiner Sinnesstifte. Der Epipharynx ist zu

Abb. 70. *B. hydrophila*, Ei (30  $\times$ ).Abb. 71. *P. lineata*, Mundfeld (250  $\times$ ).Abb. 72. *P. lineata*,  
Pharyngealpumpe (250  $\times$ ).Abb. 73. *P. lineata*, Pharyngealanguis (500  $\times$ ).

beiden Seiten mit kleinen Chitinspangen versteift, darüber steht je 1 Sinnesborste. Die Prämandibeln sind sehr klein und rudimentär. Sie bestehen aus einem kleinen Chitinstück, das am oberen Rand des Labrums dicht hinter den Mandibeln befestigt ist. Die Maxillen bestehen aus einer mehrgliedrigen Papille und mehreren Borsten in deren unmittelbarer Nähe. Die Mandibeln sind im Verhältnis zum Mundfeld sehr groß und bestehen aus einem einfachen Haken. Das Labium (Abb. 72) ist eine sehr dünne, schwer erkennbare Platte, die meist am Rande einige kleine Zähne trägt. Der Hypopharynx (Abb. 72) ist hier sehr gut ausgebildet. Fast mit dem Labium verwachsen trägt er median einen großen Zahn. Lateral befinden sich kleine Platten, die nach unten sehr stark verdickt sind und Chitin-

versteifungen zum Pharyngealskelett senden. Die Kauplatte (Abb. 72) ist von lateralen Chitinstäbchen umgeben, die mit einer sehr dünnen Chitinhaut überspannt sind. Die untere Begrenzung dieser Haut läßt sich nicht feststellen, da sie zu zart ist. Der Pharyngealangulus (Abb. 73) soll nach GOETGHEBUER sehr verschiedenartig geformt sein. Bei einer genauen Durchsicht von vielen Lärven konnte ich jedoch diese Verschiedenartigkeit auf Lageveränderungen zurückführen. Die seitlichen Chitinbalken sind zur Mitte hin gespalten, der untere Ast trägt das Kammsystem. Dieses besteht aus einem einfachen, oralgerichteten und einem geteilten, analwärtsgerichteten Kamm. Von den seitlichen Balken geht nach unten je eine gezähnte Chitinspange, die wahrscheinlich Ansatzstellen für die Muskulatur darstellen. Der Pharynx spannt sich über das Pharyngealskelett. Ein Kanal scheint jedoch durch das Skelett hindurchzugehen, wie Abbildung zeigt.

Abb. 74. *P. lineata*, Analsegment (30 ×).

Die Augen sind zwei kreisrunde Pigmentflecke, von denen der kleinere oral liegt.

Die Antennen sitzen in einer Ausbuchtung des Kopfskeletts und bestehen aus 2 oder 3 Gliedern. Das Endglied besteht aus zwei kleinen Stäbchen. An der Basis befindet sich eine „Blattborste“ (ZAVŘEL 1915/16) und ein Haar.

Das Analsegment (Abb. 74) ist terminal von einem Borstenkranz umrahmt. Dieser besteht aus 4 Paaren dicker, langer, terminal etwas geknickter Borsten, von denen je 2 Paar dorsal und ventral verteilt sind. Je ein Paar kleiner Haare steht ebenfalls dorsal und ventral. Lateral befindet sich je 1 kleines Haar.

Puppen: Die Prothorakalhörner sind schlank mit nur einer distalen Stigmenreihe. Die Zahl der Stigmen ist meist sehr groß; sie wurde daher meist nicht mit angegeben. Die beiden extremsten Fälle sind nur in der Abb. 75, 76 dargestellt. Das Oralfeld trägt lateral je 2 Male mit verschiedener Beborstung. Die Scheiden der Palpen



sind über das Labium hinaus stark verlängert. Auf dem Dorsalfeld stehen oral 1 Borste, median 1 Borste, etwas lateraler 1 Borste und 1 Mal, anal 1 Borste und 1 Mal. Die Prädorsalplatten tragen je 1 Mal.

Die dorsale Beborstung der Abdominalsegmente ist auf den Segmenten I–VII gleich ausgebildet. Die Höckerbildung beginnt jedoch erst in II, häufig auch erst in III. Diagnostisch läßt sich dieses Merkmal aber nicht auswerten, da diese Segmente beim Schlüpfen der Imago stark in Mitleidenschaft gezogen werden, so daß die Höcker geglättet werden. I–VII: *dpm* 3 Höcker, 1 und 2 je 1 Höcker, die an der Basis verschmolzen sind. 1 mit langer, 2 mit etwas kürzerer Borste. 3 nur 1 Mal, 4: 1 Höcker mit kurzer Borste. Zeichnung III–VII: Ventral *asm* 2 runde, *pm* 1 oraler Fleck. Zwischen *dL*- und *vL*-Feldern senkrechte Zeichnung.

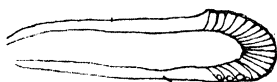


Abb. 75. *P. flavipes*,  
Prothorakalhorn (100 ×).

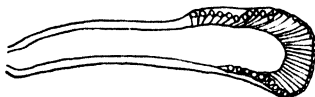


Abb. 76. *B. ploenensis*,  
Prothorakalhorn (140 ×).

### *B. trilobata*-Gruppe.

Genus *Bezzia* Kieff. part.

THIENEMANN 1928.

Puppen: Operculum: 1 Höcker mit Borste und 2 Malen. Cephalothorax: Oralfeld: Median 1 Borste, lateral 1 Mal und 1 Borste. Dorsalfeld: Die orale Borste ist die längste, die anderen sind gleichlang.

Abdomen (Abb. 2<sub>16</sub>): I: *dasm* 1: 1 lange, 2: 1 kürzere Borste. *L* 1 Höcker mit langem Haar, 3 Borsten und 1 Mal. II: *dasm* wie I, nur auf Höckern, von denen 1 etwas tiefer als 2 steht. *Lasm* 1 Höcker mit kurzer Borste und 1 Mal. *Lpm* 3 Höcker, 1 und 3 mit kurzer, 2 mit langer Borste. III–VII: *d* und *L* wie II. *v* 3 Höcker, 1 und 2 mit kurzer, 3 mit langer Borste. Zeichnung: Dorsal *asm* 2 runde, *pm* 1 ovaler Fleck, in dessen Nähe zu beiden Seiten je 2 kleine runde Flecke. VIII: *d* 2 Höcker, 1 mit kurzer, 2 mit langer Borste. *Lpm* 3 Höcker wie III bis VII. *v* 2 Höcker, 1 mit kurzer, 2 mit langer Borste. — Analsegment: Analspitzen kürzer als Segmentlänge, mit breiter Ansatzstelle.

*Bezzia chrysocoma* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Puppe: Länge: 5 mm. — Prothorakalhorn: I:  $\frac{1}{5}$ . Stigmenzahl: ca. 18. — Analindex:  $\frac{2}{3}$ .

*B. nobilis* Winn.

Larve: (Exuvie) Länge: 7 mm. — Kopfindex:  $\frac{1}{3}$ . Pharyngealangu-  
lus: *oK* (oberer Kamm) 5, *uK* (unterer Kamm) je 12 gleichgroße  
Zähne. — Analborsten: gleichlang von  $\frac{1}{3}$  Segmentlänge.

Puppe: Länge: 5 mm. — Operculum: Medianer Teil dicht mit  
kleinen Höckern besät. — Prothorakalhörn: *I*:  $\frac{1}{4}$ . Stigmenzahl: ca.  
17–18. — Analindex:  $\frac{1}{2}$ .

Vorkommen: Berlin-Tegel, im Graswurzelgeflecht am Bachufer. 26. 5. 31.

*B. signata* Winn. (THIENEMANN 1928).

Puppe: Länge: 4,2 mm. — Operculum: Oraler Teil dicht  
mit kleinen Höckern, medianer nur sehr wenig mit kleinen  
Höckern besetzt, dorsal dichte Höckerreihe. — Prothora-  
kalhörn: *I*:  $\frac{1}{4}$ . Stigmenzahl: ca. 17–18. — Analindex:  $\frac{1}{3}$ .

*B. trilobata* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Puppe: Länge: 4,5 mm. — Operculum: Wie *signata*  
(Abb. 77). — Prothorakalhörn: *I*:  $\frac{1}{4}$ . Stigmenzahl: ca.  
17–18. — Analindex:  $\frac{1}{4}$ .

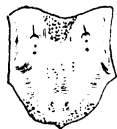


Abb. 77.  
*B. trilobata*,  
Operculum  
(40 ×).

*P. flavipes*-Gruppe.Genus *Palpomyia* Mg. part.

THIENEMANN 1928.

Laich und Larven: Nur von *P. flavipes* bekannt (s. w. u.).

Puppen: Operculum: 1 Höcker mit Borste und 1 Mal. — Cephalo-  
thorax: Oralfeld: Median 1 lange und 1 kurze Borste, lateral 2 Male.  
Dorsalfeld: Orale und mediane Borsten von gleicher Länge, anale  
Borste etwas kürzer.

Abdomen (Abb. 2<sub>15</sub>): *I*: *dasm* 1 Höcker mit 2 Borsten, darunter  
1 Mal. *L* 3 kurze und 1 lange Borste. *II*: *dasm* 2 Höcker, 1 mit langer  
Borste, darunter das Mal, 2 mit kurzer Borste. Höcker in gleicher  
Höhe. *Lasm* 1 Höcker mit kurzer Borste, *Lpm* 2 Höcker, 1 mit kurzer,  
2 und 3 mit 1 kurzen und 1 langen Borste. *III–VII*: *d* und *L* wie *II*.  
*v* 3 Höcker, 1 und 3 mit kurzer, 2 mit langer Borste. — Zeichnung:  
Dorsal: *asm* 2 runde, *pm* 1 runder und je 2 kleine runde Flecken. —  
Analsegment: Kurze Analspitzen, *AI*:  $\frac{1}{2}$ .

*Palpomyia flavipes* Meig. (THIENEMANN 1928).

Laich: Ei-Index größer als  $\frac{1}{7}$ . Laichpaket: Halbellipsoidisch.  
Eizahl: 450–700. Die äußere Gallerthülle grenzt in einem spitzen Winkel  
an die Unterlage.

Larve: Länge: 7–10 mm. — Kopfindex:  $\frac{1}{3}$ . Pharyngealangu-  
lus: *oK* 7, *uK* je 6–7 Zähne. Zähne nicht gleichdick und -lang. Segmente  
mit rostbrauner Zeichnung (Abb. 78). — Analborsten: Jedes Paar  
aus 2 verschieden langen Borsten. Die Länge der größten beträgt  
 $\frac{1}{5}$  Segmentlänge. Die kleineren sind halb so lang wie die großen.

Puppe: Länge: 4,5–5,5 mm. — Operculum (Abb. 79): Dicht mit kleinen Höckern besetzt, dorsal: 3 kleine höckerfreie Stellen. — Prothorakalhörn:  $I: \frac{1}{4}$ , Stigmenzahl: 17–19.

*P. variipilus* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Puppe: Länge: 4,5 mm. — Operculum: Median mit großer höckerfreier Stelle. — Prothorakalhörn:  $I: \frac{1}{4}$ , Stigmenzahl: 13–15.



Abb. 78. *P. flavipes*,  
laterale Zeichnung der  
Segmente (20 ×).

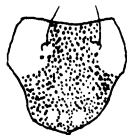


Abb. 79.  
*P. flavipes*,  
Operculum (40 ×).

### Genus-Gruppe *Bezzia* s. str.

(*Bezzia* part., *Palpomyia* part., *Probezzia* part.)

Hierunter fallen die von THIENEMANN 1928 aufgestellten Gruppen: *Xanthogaster*, *Hydrophila* und *Algarum*. Das Unterscheidungsmerkmal: schmale oder breite Basis der Terminalspitzen variiert bei den einzelnen Arten sehr stark.

Eier und Larven sind, da zu wenig bekannt, unter der betreffenden Species angegeben.

Puppen: Cephalothorax: Oralfeld: Median 2 lange Borsten, lateral 1 Mal und 1 Borste. Dorsalfeld: Borsten von gleicher Länge.

Abdomen (Abb 2<sub>17</sub>): **I**: *dasm* 1: 1 lange, 2: 1 kürzere Borste. *L* 1 Höcker mit Borste, 3 Borsten und 1 Mal. **II**: *dasm* wie I, nur auf Höckern. Höcker 1 etwas tiefer als 2. *Lasm* 1 Höcker mit kurzer Borste, schräg darunter 1 Mal. *Lpm* 2 Höcker, 1 mit kurzer, 2 und 3 mit kurzer und 1 langen Borste. **III–VII**: *d* und *L* wie II. *v* 3 kleine Höcker, die in den meisten Fällen an der Basis verschmolzen sind; 1 mit kurzer, 2 mit langer, 3 mit kurzer Borste, die aber länger als 1 ist. **VIII**: *dpm* 2 Höcker, an der Basis zusammentreffend, beide mit gleichlangen Borsten. *Lpm* wie III–VII, *v* 2 an der Basis verschmolzene Höcker, beide mit gleichlanger Borste.

### *Pr. xanthogaster*-Gruppe.

Genus *Probezzia* Kieff. part.

THIENEMANN 1928.

Puppen: Operculum (Abb. 80): Je 1 Borste und 2 Male, median 1 kleiner Höcker, der mit winzigen Höckerchen besetzt ist, dorsaler Rand ebenso besetzt. — Zeichnung der Segmente III–VII: *asm* 2 runde,

*pm* 1 ovaler und lateral je 1 runder Fleck. — Analspitzen: Sehr lang und dünn, Index: Fast 2.

*Probezzia bicolor* Meig. (THIENEMANN 1928).

Laich: Eier in „sternförmig geordneten Klümpchen von 100 bis 150 Stück“.

Larve: Länge: 10–14 mm. Kopfindex:  $\frac{1}{3}$ . Pharyngealangelus: *oK* 5, *uK* je 7 Zähne (n. GOETGHEBUER über 13). Zähne gleichgroß. — Analborsten gleichlang,  $\frac{3}{4}$  Segmentlänge.

Puppe: Länge: 4,5–5,5 mm. — Prothorakalhörn: *I*:  $\frac{1}{5}$ , Stigmenzahl: 70–80. — Länge des *Lpm*<sub>2</sub>-Höckers  $\frac{1}{5}$  Segmentlänge. — Analindex: 2.

*Pr. xanthogaster* Kieff. (THIENEMANN 1928).

Puppe: Länge: 5,5–6,5 mm. — Prothorakalhörn: *I*:  $\frac{1}{5}$ , Stigmenzahl: über 90. Länge des *Lpm*<sub>2</sub>-Höckers  $\frac{1}{3}$  Segmentlänge. — Analindex: 1,8.

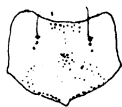


Abb. 80. *Pr. bicolor*, Operculum (40 ×).



Abb. 81.  
*B. hydrophila*, Operculum (40 ×).

### *B. Hydrophila*-Gruppe.

Genera *Bezzia* part., *Probezzia* part., *Palpomya* part.

Hier sind die beiden Gruppen *Hydrophila* und *Algarum* nach THIENEMANN 1928 zusammengezogen worden.

Eine Beschreibung des Laichs findet sich in den Bestimmungstabellen. Die Larvenbeschreibungen folgen weiter unten in einer Tabelle.

Puppen: Operculum (Abb. 81): Mit je 2 Borsten und 2 Malen. Median mit kleinen Höckern besät. Dorsaler Rand mit dichter Höckerreihe. — Prothorakalhörn: Die Stigmenzahl wird hier nicht angeführt, da sie schwer festzustellen ist und stark variiert. Die Segmentzeichnung variiert ebenfalls.

In der Beschreibung wurden die einzelnen Species nach dem Verhältnis Länge des Analsegments : Länge der Analspitzen geordnet. Es bestehen hier sehr viele Übergänge. Die erste Reihe umfaßt die Species, deren Index größer als 1,25 ist. Die Zeichnung der Abdominalsegmente ist wie bei *trilobata*. Die zweite Reihe umfaßt diejenigen mit dem Index 0,75–1,25, die dritte alle übrigen. Die Zeichnung der Abdominalsegmente der beiden letzten Gruppen ist wie bei *xanthogaster*,

jedoch tritt an manchen Segmenten die *trilobata*-Zeichnung auf. Die Anordnung der Farbflecke variiert.

Larven der *Hydrophila*-Gruppe.

Name	Kopf- index	Zahnzahl d. Kämme		AI	L mm
		unterer	oberer		
<i>Pr. rufithorax</i> Goetgh. . .	$\frac{1}{3}$	je 13	7	$\frac{2}{3}$	13
<i>B. solstitialis</i> Winn. . .	$\frac{1}{4}$	je 7-8	5	$\frac{2}{3}$	10-12
<i>B. annulipes</i> Meig. . . .	$\frac{1}{3}$	je 9	7?	$\frac{2}{3}$	9
<i>P. lineata</i> Meig. . . . .	$\frac{1}{3}$	je 6-8	6-7	$\frac{2}{3}$	12-14
<i>B. solstitialis</i> var. . . .	$\frac{1}{3}$	je 8-9	4	$\frac{5}{4}$	11
<i>B. xanthocephala</i> Goetgh.	$\frac{1}{3}$	je 8-9	7	$\frac{2}{3}$	10-14

Puppen der *Hydrophila*-Gruppe.

Name	AI	PI	L mm
<i>B. fossicola</i> Kieff. . . . .	1,5-1,6	$\frac{1}{5}$	5
<i>B. parvidens</i> Kieff. . . . .	1,3-1,7	$\frac{1}{6}$	4-4,5
<i>B. picticornis</i> Kieff. . . . .	1,5-1,7	$\frac{1}{5}$	5,5-7
<i>Pr. rufithorax</i> Goetgh. . . . .	1,4	$\frac{1}{5}$	7
<i>B. solstitialis</i> Winn. . . . .	1-1,9	$\frac{1}{5}$	4,5-7
<i>P. algarum</i> Kieff. . . . .	1,1	$\frac{1}{5}$	5
<i>B. annulipes</i> Mg. . . . .	1,2-1,5	$\frac{1}{5}$	5
<i>B. bidentata</i> Kieff. . . . .	1,2-1,3	$\frac{1}{6}$	4,5
<i>Pr. brehmiana</i> Kieff. . . . .	0,9-1	$\frac{1}{4}$	4
<i>Pr. glyceriae</i> Kieff. . . . .	0,9	$\frac{1}{5}$	5-6
<i>P. lineata</i> Meig. . . . .	0,9	$\frac{1}{5}$	6-7
<i>P. nigripictus</i> Kieff. . . . .	1	$\frac{1}{5}$	4,5
<i>Pr. nodosipes</i> Kieff. . . . .	1	$\frac{1}{4}$	4
<i>P. octasema</i> Kieff. . . . .	0,9	$\frac{1}{6}$	7
<i>B. ploenensis</i> Kieff. . . . .	1-1,2	$\frac{1}{5}$	5
<i>B. solstitialis</i> Kieff. var. . . . .	1,1	$\frac{1}{6}$	4,5
<i>B. taeniata</i> var. <i>boiémica</i> Kieff. . . . .	1-1,3	$\frac{1}{5}$	4,5
<i>Pr. typhae</i> Kieff. . . . .	1-1,2	$\frac{1}{5}$	5
<i>P. unifasciata</i> Kieff. . . . .	0,9	$\frac{1}{5}$	5,5
<i>B. xanthocephala</i> Goetgh. . . . .	1,1-1,4	$\frac{1}{4}$	4,5-7
<i>P. bispinosa</i> Kieff. . . . .	0,8	$\frac{1}{5}$	5-6,5
<i>Pr. danica</i> Kieff. . . . .	0,7	$\frac{1}{6}$	4,5
<i>P. winnertzi</i> Kieff. . . . .	0,7	$\frac{1}{5}$	6-7

Neu beschrieben wurde hier die Metamorphose von *Probezzia rufithorax* Goetgh. Die Larven und Puppen wurden in Algen eines Abflußgrabens in Bottsand b. Stein (Holstein) im Juni 1932 gefunden.

Folgende unvollständige Metamorphosebeschreibungen sind wahrscheinlich folgenden Gruppen beizuordnen:

*Hydrophila*-Gruppe a: *Pr. algarum* v. Zilah (v. ZILAH 1930), *B. hungarica* v. Zilah (v. ZILAH 1930), *B. media* Kieff. (THIENEMANN 1928), *B. ornata* Meig. (THIENEMANN 1928), *B. sp.* (THIENEMANN 1928), *P. sp.* (MALLOCH 1917).

*Hydrophila*-Gruppe b: *P. longipennis* Loew (THIENEMANN 1928), *P. semiernis* Goetgh. (THIENEMANN 1928), *B. varicolor* Coqu. (DYAR 1902, PRATT 1902).

*Hydrophila*-Gruppe c: *B. setulosa* Loew (THIENEMANN 1928).

Gruppenzugehörigkeit unbestimmbar: *Pr. glaber* Coqu. (MUTTKOWSKI 1918), *Pr. illinoensis* Mall. (MALLOCH 1915) und *Pr. pallida* Mall. (MUTTKOWSKI 1918).

Larven unbekannter Species: Die von BREHM 1918 gegebene Beschreibung paßt auf jede *Bezzia* s. l.-Larve. Die Knickung der Borsten ist nicht als ungewöhnlich zu bezeichnen, da sie bei fast allen Larven zu beobachten ist.

Eine von PICADO 1913 aus Bromeliaceen beschriebene *Bezzia* s. l.-Larve unterscheidet sich von den übrigen nur durch die auf der Mitte des Kopfes sitzenden „Antennen“. Es wäre möglich, daß es eine neue Art ist. Aber auch ein Beobachtungsfehler wäre denkbar.

Ebenso unbestimmbar ist die von VINEN 1862 beschriebene Larve.

### Sectio *Ceratopogoninae musciformes*.

Diese Sectio wurde neu aufgestellt auf Grund des Materials von *Leptoconops*, das PAINTER in Puerto Castilla durch Zucht erhalten hat. Dank der Freundlichkeit von Herrn Dr. EDWARDS vom Britischen Museum in London war es mir möglich, je 1 Präparat der Larve und Puppe zu analysieren. Da es sich um Kanadabalsampräparate handelte, konnte eine Präparation nicht vorgenommen werden.

### Genus *Leptoconops*.

PAINTER 1926.

*L. sp.*

Larve: Länge: 3,8 mm. — Kopfkapsel (Abb. 82) nicht chitinisiert, mit starken Chitinversteifungen ähnlich den Musciden. 2 Chitinleisten liegen ventral, von diesen gehen 2 laterale zum dorsalen Teil des Kopfes. 2 dünne dorsale Leisten sind durch eine etwas stärkere, gewölbte joch-

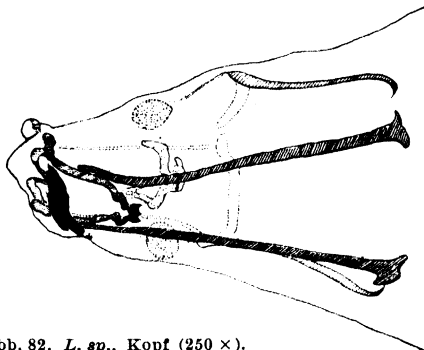


Abb. 82. *L. sp.*, Kopf (250 ×).

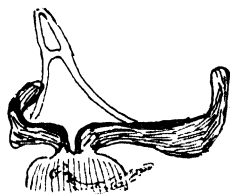


Abb. 83. *L. sp.*, Pharyngeal-skelett (1000 ×).

artig verbunden. Augen fast rund, im vorderen Kopfdrittel. Antenne: Nur 1 kugelförmiges Glied, an der Basis mit stäbchenförmigen Sinnesorganen. Mandibel: Hakenförmig. Labium: Abgerundet, mit einer medianen Spitze, stark chitiniert. Mundfeld: Lateral mit je 1 starken Chitinleiste, die zum Labrum führt und an der anscheinend die Mandibel inseriert. Pharyngealskelett (Abb. 83): Kauplatte bestehend aus 2 dünnen Chitinleisten, die durch eine Querleiste verbunden sind, die in der Nähe des Labiums zusammentreffen. Pharyngealángulus einfach gebaut. Er besteht nur aus den beiden Fulcren, an denen median ein sehr dünner unpaarer Kamm sitzt. 2 dünne, anscheinend median

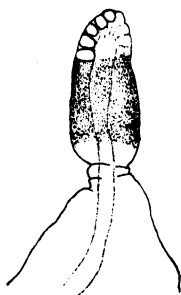


Abb. 84. *L. bequaerti*, Prothorakalhörn (250 ×).

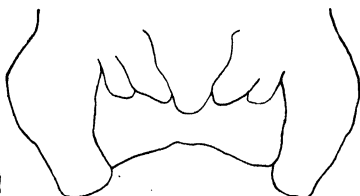


Abb. 85. *L. bequaerti*, Oralfeld (100 ×).

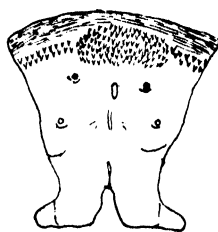


Abb. 86. *L. bequaerti*, Analsegment (130 ×).

zusammenlaufende Chitinstäbchen dürften den beiden lateralen Kämmen („Muskelansatzstellen“) bei *Bezzia* entsprechen. Körper unbeborstet. — Analsegment: Ohne Borsten. Terminal mit 3 kurzen stumpfen Fortsätzen, 1 dorsal und 2 ventral.

#### *L. bequaerti*.

Puppe: Länge: 2,2 mm. — Prothorakalhörn (Abb. 84): Kurz, zylindrisch, oral und distal verjüngt. Stigmenzahl: ca. 10, I:  $\frac{1}{3}$ . — Operculum: Anscheinend ohne Borsten, mit einigen kleinen Höckern. Cephalothorax: Oralfeld (Abb. 85): Ohne Borsten. Der Wulst neben dem Labrum geteilt. Dorsalfeld: Oral 1 Haar, 1 Mal (?), median 2 Haare, 2 Male, anal 1 Haar, 1 Mal. Prädorsalplatten: Je 3 kleine Höcker, der mittlere mit Stiftborste, die anderen nur mit Malen. — Abdomen (Abb. 2<sub>18</sub>): Höcker drehrund mit oralgerichteten Borsten. I: *dasm* 1 Höcker mit kurzer Borste, *dpm* 3 Höcker, 1 klein mit Mal, 2 groß mit langer Borste, 4 groß mit langer Borste, 3 nur 1 Mal an der Basis von 2. *Lpm* 1 und 2 große Höcker mit langer Borste. II: *d* und *Lpm* wie I, Höcker größer. *Lasm* 1 kleiner Höcker mit kurzer Borste. III–VII: *d* und *L* wie II. *v* 2 kleine Höcker, 1 mit kurzer, 2 mit langer Borste. VIII: *d* 1 Höcker und *L* 2 Höcker, alle mit langer Borste. — Analsegment (Abb. 86): Oraler Teil: 4 ventrale kleine Höcker mit je 1 Mal. Analspitzen in der Mitte fast rechtwinklig nach außen gebogen.

### III. Systematik und Bestimmungstabellen.

Da es zur Zeit ein unerträglicher Zustand war, daß Imaginal- und Metamorphosen-Systematik mit ganz verschiedenen systematischen Einheiten operierten, versuchte ich mit Hilfe der neuen Merkmale: Pharyngealskelett der Larven und Borstenschema der Puppen ein System zu schaffen, das der Imaginal-Systematik ebenfalls gerecht wird. Hierbei zeigte sich, daß die von RIETH (1915) geschaffene Gruppierung wohl auf die äußere Körperform der Larven Anwendung finden kann, somit als Bestimmungsmerkmal für eine Gruppierung sich ausgezeichnet eignet. Bei genauerer Analyse aber lassen sich die *Vermiformes* in 2 Gruppen aufteilen, die den *Genuinae* und *Intermediae* gleichwertig sind. Um nun das alte Metamorphosesystem nicht ganz zu zerstören, behielt ich die alten Bezeichnungen bei, da sie sich, wie schon angeführt, für die Bestimmung gut eignen.

Bei der Larvengruppierung nach dem Pharyngealskelett und den Mundwerkzeugen erhielt ich folgende Gruppen:

1. *Forcipomyia*-Gruppe (*Forcipomyia* und *Atrichopogon*).

Mundwerkzeuge vollständig ausgebildet, Kopfkapsel vorhanden, Pharyngealskelett mit vielen Kämme (ca. 5), Hauptkamm des Pharyngealangulus mit Borsten, mit Vorderfüßen und Nachschiebern.

2. *Dasyhelea*-Gruppe (*Dasyhelea*). Mundwerkzeuge vollständig ausgebildet, Kopfkapsel vorhanden, Pharyngealskelett mit vielen Kämme (ca. 6), Hauptkamm des Pharyngealangulus mit gut ausgebildeten Zähnen, nur Nachschieberhaken vorhanden.

3. *Culicoides*-Gruppe (*Culicoides* Typ A und Typ B). Mundwerkzeuge rudimentär, Kopfkapsel vorhanden, Pharyngealskelett mit vielen Kämme (ca. 4), Hauptkamm des Pharyngealangulus aus deutlich getrennten Partien bestehend, ohne Nachschieberhaken, mit Borsten.

4. *Stilobezzia*-Gruppe (*Stilobezzia*). Mundwerkzeuge rudimentär, Kopfkapsel vorhanden, Pharyngealskelett mit vielen Kämme (ca. ?), Hauptkamm des Pharyngealangulus ungeteilt, ohne Nachschieberhaken, mit Borsten.

5. *Palpomyia*-Gruppe (*Bezzia*, *Palpomyia*, *Probezzia*, *Sphaeromias*). Mundwerkzeuge rudimentär, Kopfkapsel vorhanden, Pharyngealskelett mit 3 Kämme, Hauptkamm des Pharyngealangulus geteilt, ohne Nachschieberhaken, mit Borsten.

6. *Leptoconops*-Gruppe (*Leptoconops*). Mundwerkzeuge rudimentär, Kopfkapsel fehlend, Pharyngealskelett nur mit 1 Kamm (?), ohne Nachschieberhaken und ohne Borsten.



Bei der Puppengruppierung nach dem Schema wird *Holoconops* nicht weiter berücksichtigt, da vielleicht vorhandene Borstenmale übersehen worden sind.

1. *Forcipomyia*-Gruppe (*Forcipomyia*, *Atrichopogon*).

Segmente III–VII verschieden beborstet, oder wenn dies nicht der Fall: lateral 2 Borsten übereinander — Subg. *Apelma* — oder Höcker ohne Borsten — Subg. *Thyridomyia* —. [Ob Male vorhanden sind, ist nach der Beschreibung (SAUNDERS 1925) nicht zu entscheiden.] Analsegment ohne Borstenhöcker.

2. *Dasyhelea*-Gruppe (*Dasyhelea*). Segmente III–VII gleich, dorsal 4, lateral 3 Borstenelemente, Analsegment mit Borstenhöckern. Analspitzen von kompliziertem Bau.

3. *Culicoides*-Gruppe (*Culicoides*, *Stilobezzia*, *Parabezzia*). Segmente III–VII gleich, ventral 3, *dpm* 4 und 5 vorhanden, wenn nicht, so *dasm* mehr Höcker als *dpm*. Analsegment ohne Borstenhöcker.

4. *Palpomyia*-Gruppe (*Bezzia*, *Dicrobezzia*, *Johannsenomyia*, *Palpomyia*, *Probezzia*, *Sphaeromyias*). Segmente III–VII gleich, Zahl der Beborstungselemente konstant 14, Analsegmente ohne Höcker (*dpm*<sub>5</sub> fehlend).

5. *Leptoconops*-Gruppe (*Leptoconops*). Segmente III–VII gleich, Analsegment mit Borstenhöcker, Analspitzen einfach.

Auf eine Anfrage nach der systematischen Gliederung der Imagines bei Herrn Dr. EDWARDS, gab er mir brieflich folgende Auskunft:

„1. *Forcipomyia*-group (*Forcipomyia*, *Lasiohelea*, *Atrichopogon*, ? *Dolichohelea*). Empodium normally present and large.

2. *Dasyhelea*-group (*Dasyhelea* only). Empodium very small. Costa ending near middle of wing, first radial cell obliterated.

3. *Ceratopogon*-group (*Culicoides*, *Ceratopogon*, *Stilobezzia*, *Neoceratopogon*). Empodium small, sometimes absent. Costa usually ending somewhat beyond middle of wing, but before three-fourths. Two radial cells normally present, second not very long. Mesonotum with a pair of humeral pits. Wings usually hairy.

The genus *Culicoides* is intermediate between group 2 and 3; *Stilobezzia* and *Serromyia* are intermediate between group 3 and 4.

4. *Palpomyia*-group (*Palpomyia*, *Johannsenomyia*, *Clinohalea*, *Bezzia* etc.). Empodium absent. Costa usually reaching far beyond middle of wing. One or two radial cells; when two are present, second much longer than first. Wings always bare. Mesonotum without humeral pits.

5. *Macropeza*-group (*Macropeza*, *Macroptilium*, *Jenkinsia*, *Stenoxenus*). To the above groups should be added a fifth *Macropeza*-group which though in some ways resembling group 4 is yet very distinct.

6. *Leptoconops*-group (*Leptoconops* sens. lat. *Acanthoconops*). A sixth group, very distinct from all the other is the *Leptoconops*-group."

(Da von der *Macropeza*-Gruppe noch keine Metamorphosestadien bekannt sind, ist es mir nicht möglich, sie hier näher zu berücksichtigen.)

Dieser Gruppierung schließt sich auch JOHANNSEN (brieflich) an, nur mit der Einschränkung, wie sie ja auch bei EDWARDS zum Ausdruck kommt, daß keine scharfe Einteilung dieser Gruppen in natura besteht. Dies wird aber wiederum durch die Metamorphosestadien bestätigt, in denen die Übergänge auch erkennbar sind.

Gruppentabelle.

Gruppe	Larven	Puppen	Imagines
A	<i>Atrichopogon</i>	<i>Atrichopogon</i>	<i>Forcipomyia</i>
	<i>Forcipomyia</i>	<i>Forcipomyia</i>	
	<i>Apelma</i>	<i>Apelma</i>	
B	<i>Dasyhelea</i>	<i>Dasyhelea</i>	<i>Dasyhelea</i>
C	<i>Culicoides nub.</i>	<i>Culicoides nub.</i>	<i>Culicoides</i>
	<i>Culicoides rivicola</i>	<i>Culicoides rivicola</i>	
	?	<i>Parabezzia</i>	<i>Ceratopogon</i> etc.
	?	?	
	<i>Stilobezzia</i>	<i>Stilobezzia</i> sp. <i>Stilobezzia gracilis</i>	<i>Stilobezzia</i>
D	?	<i>Dicrobezzia</i>	<i>Palpomyia</i> etc.
		<i>Johannsenomyia</i>	
	<i>Sphaeromyias</i>	<i>Sphaeromyias</i>	
	<i>Bezzia</i> s. l.	<i>Palpomyia flavipes</i>	
		<i>Bezzia trilobata</i> <i>Bezzia hydrophila</i>	
E	<i>Leptoconops</i>	<i>Leptoconops</i>	<i>Leptoconops</i>

Das vorstehende Schema möge die Beziehungen der einzelnen Gruppen zueinander klarstellen.

Irgendwelche genetische oder phylogenetische Schlußfolgerungen daraus zu ziehen, halte ich für verfrüht, da ein großer Teil der Puppenstadien und ein noch viel größerer der Larvenstadien noch unbekannt sind.

### Bestimmungstabellen.

#### Laich.

1. Eier schwach gebogen oder ausgestreckt . . . . . 2.
- Eier halbkreisförmig gebogen . . . . . *Intermediae*.
2. Ei-Index  $> \frac{1}{4}$  . . . . . *Genuinae*.
- Ei-Index meist  $< \frac{1}{4}$  . . . . . *Vermiformes*.

#### Larven.

1. Larven mit vorderen Fußstummel . . . . . *Genuinae*.
- Larven ohne vordere Fußstummel . . . . . 2.
2. Hintere Nachschieberhaken vorhanden . . . . . *Intermediae*.
- Hintere Nachschieberhaken fehlen . . . . . 3.
3. Kopfkapsel vorhanden . . . . . *Vermiformes*.
- Kopfkapsel fehlend . . . . . *Musciiformes*.

#### Puppen.

1. Segmente III–VII verschieden beborstet . . . . . *Genuinae* part.
- Segmente III–VII gleich beborstet . . . . . 2.
2. Analsegment mit Borstenhöckern . . . . . 3.
- Analsegment ohne Borstenhöcker . . . . . 4.
3. Analspitzen einfach rechtwinklig gebogen . . . . . *Musciiformes*.
- Analspitzen nicht einfach, nicht rechtwinklig gebogen *Intermediae*.
4. Höcker der Abdominalsegmente beborstet . . . . . 5.
- Höcker der Abdominalsegmente unbeborstet . . . *Genuinae* part.
5. Lateralfeld nur mit 2 übereinanderstehenden Borstenhöckern  
*Genuinae* part.
- Lateralfeld anders beborstet . . . . . *Vermiformes*.

### Ceratopogoninae genuinae.

#### Laich.

1. Eikolonie in runden Scheiben . . . . . *Atrichopogon (Kempia) fusca*.
- Eikolonie nicht in runden Scheiben . . . . . 2.
2. Eikolonie rosenkranzförmig . . . . . *Forcipomyia pallida*.
- Eikolonie in unregelmäßigen Häufchen . . . . . 3.
3. Eier in einer Gallerthülle von Eibreite . . . . . *Atrichopogon rostratus*.
- Eier in einer Gallerthülle von  $\frac{1}{4}$  Eibreite . . *Forcipomyia picea*.

#### Larven.

1. Segmente mit dorsalen und lateralen Hautfortsätzen  
Gen. *Atrichopogon*.
- Segmente ohne Hautfortsätze . . . . . Gen. *Forcipomyia*.

#### Puppen.

1. Prothorakalhörner fußförmig . . . . . Gen. *Atrichopogon*.
- Prothorakalhörner nie fußförmig . . . . . Gen. *Forcipomyia*.

**Forcipomyia.****Larven.**

1. Kopf dorso-ventral abgeplattet; in der Längsrichtung der Körperachse stehend . . . . . Subg. *Apelma*.
- Kopf nicht dorso-ventral abgeplattet; mehr oder weniger senkrecht zur Körperachse . . . . . 2.
2. Antennen gut ausgebildet, vorderer Fußstummel geteilt  
Subg. *Forcipomyia*.
- Antennen rudimentär, vorderer Fußstummel ungeteilt  
Subg. *Thyridomyia*.

**Puppen.**

1. Larvenexuvie an der Puppe hängend . . . . Subg. *Forcipomyia*.
- Larvenexuvie nie an der Puppe hängend . . . . . 2.
2. Abdominalsegmente lateral mit kräftigen Borsten, Analindex: 1  
Subg. *Apelma*.
- Abdominalsegmente ohne Borsten, Analindex:  $\frac{1}{2}$   
Subg. *Thyridomyia*.

**Atrichopogon.****Larven.**

1. Borste *a* morgensternförmig . . . . . Subg. *Atrichopogon*.
- Borste *a* nicht morgensternförmig . . . . . Subg. *Kempia*.

**Puppen.**

1. Seitenfortsätze verzweigt . . . . . 2.
- Seitenfortsätze unverzweigt . . . . . Subg. *Kempia* part.
2. Seitenfortsätze bis zum V. Abdominalsegment  
Subg. *Atrichopogon*.
- Seitenfortsätze nur bis zum IV. Abdominalsegment  
Subg. *Kempia* part.

(Species-Bestimmung siehe LENZ 1934.)

**Ceratopogoninae intermediae.****Dasyhelea.****Laich.**

1. Eier mit gemeinsamer Gallerthülle . . . . . 2.
- Eier ohne gemeinsame Gallerthülle; Anzahl der Eier des Geleges ca. 20 (Einzeln in vitro) . . . . . *D. modesta*.
2. Anzahl der Eier des Geleges ca. 50–70 . . . . . *D. versicolor*.
- Anzahl der Eier des Geleges über 120 . . . . . *D. obscura*.

**Larven.**

1. Hauptkamm des Pharyngealangulus mit weniger als 20 Zähnen (*Longipalpis*-Gruppe) . . . . . 2.
- Hauptkamm des Pharyngealangulus mit mehr als 20 Zähnen . 5.
2. Die medianen 2 Zähne des Hauptkammes sind kürzer als die folgenden . . . . . 3.
- Die medianen Zähne sind ebenso lang wie die folgenden . . . 4.

3. Analindex:  $\frac{1}{16}$  . . . . . *D. modesta*.  
 — Analindex:  $\frac{1}{7}$  . . . . . *D. inclusa*.  
 4. Der Hauptkamm des Pharyngealangulus trägt ca. 14 Zähne, Analindex:  $\frac{1}{15}$  . . . . . *D. longipalpis*.  
 — Der Hauptkamm des Pharyngealangulus trägt ca. 6–8 Zähne; Analindex:  $\frac{1}{20}$  . . . . . *D. zavrel*.  
 5. Hauptkamm des Pharyngealangulus mit ca. 20–30 Zähnen . . 6.  
 — Hauptkamm des Pharyngealangulus mit ca. 40 und mehr Zähnen 8.  
 6. Labium ungezähnt . . . . . *D. flaviventris* Gtgh.  
 — Labium gezähnt . . . . . 7.  
 7. Die beiden Zähne neben der Medianplatte des Labiums klein; Analsegment mit 2 Wülsten und feinen Dörnchen *D. bistrata*.  
 — Zähne neben der Medianplatte des Labiums groß; Analsegment glatt, ohne Wülste und Dörnchen . . . . . *D. diplosis*.  
 8. Labium mit breiter Medianplatte . . . . . *D. coarctata*.  
 — Labium ohne Medianplatte . . . . . 9.  
 9. Die 3 medianen Zähne des Labiums wesentlich größer als die lateralen; Analindex:  $\frac{1}{6}$  . . . . . *D. halophila*.  
 — Die medianen Zähne nicht viel größer als die lateralen . . 10.  
 10. Nur 4 ventrale Nachschieberhaken . . . . . 11.  
 — Neben den ventralen Nachschieberhaken noch 1 Chitindorn  
*D. versicolor*.  
 11. Analsegment ohne Chitinwülste; Analindex:  $\frac{1}{5}$  . . . . . *D. geleiana*.  
 — Analsegment mit 2 Chitinwülsten . . . . . 12.  
 12. Labium mit 21 Zähnen . . . . . *D. dufouri*.  
 — Labium mit 17–19 Zähnen . . . . . *D. obscura*.

#### Puppen.

1. Segmente III–VII mit je 14 Höckern; Prothorakalhorn band- oder fadenförmig . . . . . 2.  
 — Segmente III–VII mit je 18 Höckern; Prothorakalhorn keulenförmig . . . . . 7.  
 2. Prothorakalhorn bandförmig, im Basal- und Distalteil durch eine Verjüngung geteilt. *Longipalpis*-Gruppe . . . . . 3.  
 — Prothorakalhorn ungeteilt, fadenförmig . . . . . *D. sp.*  
 3. Basalteil doppelt so lang wie der Endteil . . . . . 4.  
 — Basalteil nicht doppelt so lang wie der Endteil . . . . . 5.  
 4. Analindex:  $\frac{1}{4}$  . . . . . *D. inclusa*.  
 — Analindex:  $\frac{1}{3}$  . . . . . *D. notata*.  
 5. Höcker des Operculums mit dornartiger Spitze . . . . . 6.  
 — Höcker des Operculums ohne dornartige Spitze . . . . . *D. zavrel*.  
 6. Analindex:  $\frac{1}{3}$  . . . . . *D. longipalpis*.  
 — Analindex:  $\frac{1}{4}$  . . . . . *D. modesta*.  
 7. Prothorakalhorn mit ringförmigen Einschnürungen; Analspitzen ungeteilt. *Diplosis*-Gruppe . . . . . 8.  
 — Prothorakalhorn ohne Einschnürungen; Analspitzen geteilt. *Halophila*-Gruppe . . . . . 12.  
 8. Stigmenzahl ca. 25; Operculum mit 2 Höckern *D. flaviventris*.  
 — Stigmenzahl ca. 12–20 . . . . . 9.

9. Analindex:  $\frac{1}{4}$  . . . . . 10.  
— Analindex:  $\frac{1}{5}$ ; Prothorakalhörn schlank, Index:  $\frac{1}{9}$  . . . . . *D. algarum*.  
10. Prothorakalhörn schlank, Index:  $\frac{1}{9}$  . . . . . *D. subaequalis*.  
— Prothorakalhörn etwas dicker, Index:  $\frac{1}{7}$  . . . . . 11.  
11. Operculum mit 2 Höckern . . . . . *D. bistrata*.  
— Operculum mit 3 Höckern . . . . . *D. diplosis*.  
12. Prothorakalhörn kurz und dick, Index:  $\frac{1}{4}$ , Stigmen zusammenhängend . . . . . *D. pallidiventris*.  
— Prothorakalhörn schlank, Stigmen getrennt . . . . . 13.  
13. Analindex:  $\frac{1}{2}$ ; mediane Höcker des Analsegments mit Dorn 14.  
— Analindex:  $\frac{1}{3}$ ; mediane Höcker des Analsegments ohne Dorn 18.  
14. Prothorakalhörn distal frei von der Chitinbedornung . . . . . 15.  
— Prothorakalhörn ganz mit Chitindornen besät . . . . . 17.  
15. Analspitzenteile mit einer gezackten Flügelleiste verbunden  
*D. bilineata*.  
— Analspitzenteile nicht mit einer gezackten Flügelleiste verbunden 16.  
16. Medianer Höcker des Analsegments doppelt so lang wie breit;  
Stigmenzahl ca. 30 . . . . . *D. coarctata*.  
— Medianer Höcker des Analsegments nur so lang wie breit; Stigmenzahl 23–26 . . . . . *D. geleiana*.  
17. Operculum mit 3 Höckern . . . . . *D. halophila*.  
— Operculum mit 6 Höckern . . . . . *D. versicolor*.  
18. Prothorakalhörn oral verdickt . . . . . 19.  
— Prothorakalhörn nicht verdickt, ganz mit Chitindornen besät,  
Stigmenzahl 15 . . . . . *D. lignicola*.  
19. Prothorakalhörn nur median mit Chitindornen, Stigmenzahl 12  
*D. dufouri*.  
— Prothorakalhörn ganz mit Chitindornen besät, Stigmenzahl 21  
bis 22 . . . . . *D. obscura*.

**Ceratopogoninae vermiformes.**

Laich.

- |  |                                    |
|--|------------------------------------|
| 1. Eier in regelmäßigen Gruppen . . . . .                  | 2.                                 |
| — Eier einzeln. Index $\frac{1}{6}$ . (In vitro) . . . . . | <i>Culicoides circumscriptus</i> . |
| 2. Eigruppe fadenförmig . . . . .                          | <i>Dicrobezzia</i> s. l.           |
| — Eigruppe nicht fadenförmig . . . . .                     | <i>Bezzia</i> s. l.                |

Larven.

- |   |                      |
|---|----------------------|
| 1. Larven mit 4 Paar kräftigen Analborsten . . . . .      | 2.                   |
| — Larven nicht mit 4 Paar kräftigen Analborsten . . . . . | 3.                   |
| 2. Hauptkamm des Pharyngealangulus geteilt . . . . .      | <i>Bezzia</i> s. l.  |
| — Hauptkamm des Pharyngealangulus ungeteilt . . . . .     | <i>Stilobezzia</i> . |
| 3. Pharyngealangulus mit lateralen Nebenkämmen . . . . .  | <i>Sphaeromias</i> . |
| — Pharyngealangulus ohne laterale Nebenkämme . . . . .    | <i>Culicoides</i> .  |

Puppen.

- |   |                      |
|---|----------------------|
| 1. Abdominalsegmente III–VII ohne <i>Lasm</i> -Höcker | 2.                   |
| — Abdominalsegmente III–VII mit <i>Lasm</i> -Höckern  | 4.                   |
| 2. Prothorakalhörner keulenförmig                     | <i>Stilobezzia</i> . |
| — Prothorakalhörner distal zugespitzt                 | 3.                   |

3. Abdominalsegmente ohne *dasm*-Höcker . . . . . *Holoconops*.
- Abdominalsegmente mit *dasm*-Höckern . . . . . *Parabezzia*.
4. Abdominalsegmente mit 2 *Lpm*-Höckern . . . . . 5.
- Abdominalsegmente mit 3 *Lpm*-Höckern . . . . . 8.
5. Ein *Lpm*-Höcker mit 2 Borsten . . . . . 7.
- Beide *Lpm*-Höcker mit 1 Borste . . . . . 6.
6. Analspitzen je mit 1 Borste . . . . . ? *Homohalea*.
- Analspitzen ohne Borsten . . . . . *Dicrobezzia* s. l.
7. Abdominalsegmente mit 2 *dasm*-Elementen . . . . . *Bezzia* s. l.
- Abdominalsegmente mit 3 *dasm*-Elementen . . . . . *Sphaeromyias*.
8. Analspitzen senkrecht zur Körperachse . . . . . *G. incertum*.
- Analspitzen nicht senkrecht zur Körperachse . . . . . *Culicoides*.

### Culicoides.

#### Larven.

1. Obere Kämme des Pharyngealanguis stark chitiniert, Zähne rund . . . . . *Nubeculosus*-Gruppe.
- Obere Kämme des Pharyngealanguis sehr zart, Zähne spitz  
*Rivicola* (?) -Gruppe.

#### Puppen.

1. Abdominalsegmente III–VII mit 2 *dpm*-Höckern  
*Rivicola*-Gruppe.
- Abdominalsegmente III–VII mit 5 *dpm*-Höckern . . . . . 2.
2. Prothorakalhörner länglich elliptisch, nur mit distalen Stigmenreihen . . . . . *Pulicaris*-Gruppe.
- Prothorakalhörner keulenförmig, auch mit basalen Stigmen  
*Nubeculosus*-Gruppe.

### Stilobezzia.

#### Puppen.

1. 3 *L*-Höcker (*Spirogyra*-Gruppe) . . . . . *St. sp.*
- 4 *L*-Höcker (*Gracilis*-Gruppe) . . . . . *St. gracilis*.

### Dicrobezzia-Johannsenomyia.

#### Laich.

1. Eischnur mit äußerer, gemeinsamer Gallerthülle, Index:  $\frac{1}{8}$ – $\frac{1}{6}$   
Gallerthülle an den Polen verdickt . . . . . *D. venusta* v. *concinna*.
2. Eischnur ohne äußere gemeinsame Gallerthülle, Index:  $\frac{1}{6}$ . Länge der Eischnur 3,8 cm. Hauptpol über der Gallerthülle jedes Eies mit einem Gallertklümpchen . . . . . *J. argentata*.
- Länge der Eischnur 19 mm, 570 Eier enthaltend . . . . . *J. nitida*.

#### Puppen.

1. II. Abdominalsegment mit *L*-Höckern . . . . . 2.
- II. Abdominalsegment ohne *L*-Höcker . . . . . *Nilobezzia*.
2. Oralfeld mit je 1 medianen, dünnen Borste . . . . . *Parrotia*.
- Oralfeld mit je 2 medianen, dicken Borsten  
*Dicrobezzia, Johannsenomyia* 3.

3. Prothorakalhorn birnförmig . . . . . 4.
- Prothorakalhorn zylindrisch . . . . . 5.
4. Operculum median mit höckerlosen Flecken . . . . . *D. mundus*.
- Operculum ohne höckerlose Flecke . . . . . *D. dentata*.
5. Dorsalspitze des Operculums höckerfrei . . . . . *J. inermis*.
- Dorsalspitze des Operculums mit Höckern besetzt . . . . . 6.
6. Operculum median ohne freie Stellen . . . . . *J. breviforceps*.
- Operculum median mit freien Stellen . . . . . 7.
7. Mit 3 freien Stellen . . . . . *J. nitida*.
- Mit 1 freien Stelle . . . . . *D. venusta*.

### Sphaeromias.

#### Puppen.

1. Zeichnung der Ventralseite aus 4 Flecken bestehend *Sph. ocularis*.
- Zeichnung der Ventralseite aus 3 Flecken bestehend *Sph. fasciata*.

### Bezzia s. l.

#### Laich.

1. Eigruppe stumpfwinklig an die Unterlage grenzend
  - ca. 400 Eier, *B. leucogaster*.
  - ca. 133 Eier, *B. solstitialis*.
- Eigruppe spitzwinklig an die Unterlage grenzend
  - ca. 270 Eier, *P. lineata*.
  - ca. 450–700 Eier, *D. flavipes*.

#### Larven.

1. Larven weiß ohne auffallende Färbung . . . . . 4.
- Larven auffällig gefärbt . . . . . 2.
2. Körper rostbraun gestreift . . . . . *P. flavipes*.
- Kopf und Körper grün, nur mit braunem Rand . . . . . 3.
3. Analborsten von Segmentlänge . . . . . *Pr. algarum*.
- Analborsten von  $\frac{1}{3}$  Segmentlänge . . . . . *B. hungarica*.
4. Analborsten von  $\frac{1}{3}$  Segmentlänge . . . . . *B. nobilis*.
- Analborsten ungefähr von Segmentlänge . . . . . 5.
5. Zähne des unteren Pharynxkammes ungleich . . . . . *P. lineata*.
- Zähne des unteren Pharynxkammes gleich
  - Pr. bicolor*, *Pr. rufithorax*, *B. annulipes*, *B. hydrophila*,
  - B. solstitialis*, *B. xanthocephala*.

#### Puppen.

1. Abdominalsegmente III–VII mit 3 *Lpm*-Höckern . . . . . *Trilobata*-Gr.
- Abdominalsegmente III–VII mit 2 *Lpm*-Höckern . . . . . 2.
2. Analindex:  $\frac{1}{2}$ ; unter *dasm* 1 ein Mal . . . . . *Flavipes*-Gr.
- Analindex größer; unter *dasm* 1 kein Mal . . . . . 3.
3. Operculum mit 1 Borste und 2 Malen . . . . . *Xanthogaster*-Gr.
- Operculum mit 2 Borsten und 2 Malen . . . . . *Hydrophila*-Gr.



#### IV. Ökologische Verteilung.

Im folgenden wird versucht, die Ceratopogoniden in ein ökologisches System einzuordnen.

Sie verteilen sich auf die 3 großen Faunengebiete der Land-, Wasser- und Grenzfauna. Die Abgrenzung der beiden ersten ergibt sich aus der Festlegung der Grenzfauna.

Der Begriff „Grenzfauna“ oder „Fauna liminaria“ ist von FEUERBORN (1923, p. 182 und 183) folgendermaßen definiert worden:

„Unter Grenzfauna (bzw. -flora) möchte ich die tierischen (bzw. pflanzlichen) Organismen zusammenfassen, die dauernd gebunden sind

einerseits an Wasser, wenn auch nur in Spuren (d. h. keine lufttrockene Umgebung vertragen),

andererseits an Luft oder Land (mag dies durch ihre Atmungsweise oder Nahrung bedingt sein),

deren Leben sich also an der Oberfläche oder Grenze des Wassers oder im ausgesprochen Feuchten abspielt.“

Er fordert (1923, p. 185) dann, speziell für die Psychodiden, folgende 3 Bedingungen, wenn sie dem Gebiet der Fauna liminaria entsprechen sollen:

„I. Wasser bzw. dauernde Feuchtigkeit (in gradueller Abstufung),

II. Luftsauerstoff zur Atmung bzw. dauernder, nicht — wie etwa bei Culex-Larven — periodischer Zutritt atmosphärischer Stellen an offene Stigmen.

III. Zerfallende organische, in erster Linie vegetabilische Stoffe als Nahrung.“

Diese Bedingungen sind natürlich für einige Tiergruppen verschieden. Für die Ceratopogoniden kommt II in Fortfall, da alle Sectionen ein geschlossenes Tracheensystem haben. Hieraus ergibt sich auch eine Einschränkung in I; denn sobald sich die Larven unter Wasser befinden, haben sie keinen Zusammenhang mehr mit der Luft. Für die Trennung zwischen Grenz- und Wasserfauna dürfte daher das die Larven umgebende Medium maßgebend sein. Natürlich ist hier keine Grenzlinie zu ziehen. Es ist Sache des einzelnen, wohin er die Grenze verlegt. Als Beispiel hierfür möchte ich nur den Biotop „Baumfluß“ anführen. Hier leben die Larven teils im, teils auf dem Exsudat. Ich kann daher diesen Biotop als „liminarisch“ oder „aquatisch“ bezeichnen. Ich zähle ihn zur „Grenzfauna“, da das Substrat in inniger Mischung mit Wasser vorhanden ist. Für die Ceratopogoniden kennzeichnen mithin folgende Bedingungen das Gebiet der Grenzfauna:

I. Dauernde Feuchtigkeit in gradueller Abstufung.

II. Dauernder oder gelegentlicher Aufenthalt in atmosphärischer Luft.

III. Nie in reinem Wasser.

**A. Landfauna.****1. Baumrinde.**

Der Feuchtigkeitsgehalt der Rinde lebender Bäume entspricht ungefähr demjenigen der umgebenden atmosphärischen Luft. Bei Regenfall ist ein Ablauf des Regenwassers in Form von kleinen Rinnsalen immer an ganz bestimmten Stellen zu beobachten, was auf die Struktur der Rinde zurückzuführen ist. Diese Rinnsale spülen von den Unebenheiten der Rinde angewehrte Humus- und Holzpartikelchen ab, die sich dann in tieferen Rissen, in denen das Wasser gestaut wird, ablagern. Diese zersetzen sich dann nach Abfluß und Verdunstung des Wassers zu Mydopel oder Moderschamm. Es sind dies allerdings nur geringe Mengen, die bald wieder austrocknen. Die Larven findet man fast immer an diesen Mydopelablagerungen unter der sonst ganz reinen Rinde von Laub- und Nadelbäumen. Bei Regenfällen fand ich sie dichtgedrängt in den Rinnsalen. Als Vertreter dieses Biotops ist wohl nur *Forcipomyia picea* als einzige Form bekannt, die als mydobiont zu bezeichnen ist.

**B. Grenzfauna.**

(Gruppierung im wesentlichen nach FEUERBORN 1923.)

**2. Ameisennester.**

Die Einordnung dieses Biotops unter die Fauna liminaria wird zunächst einige Verwunderung erregen. Berechtigt ist aber diese Einordnung, wenn man berücksichtigt, daß die Larven sich in den Abfallhaufen der Ameisennester befinden. Diese werden wohl meist auf der Unterseite von Steinen gefunden. Da Ameisennester nur in feuchtem Waldboden angetroffen werden, dürfte als Endprodukt beim Zerfall dieser Abfallhaufen Mydopel entstehen.

E<sup>1</sup>). *Forcipomyia braueri* in Nestern von *Formica rufa*. — A<sup>2</sup>). *F. stenammatidis* Nestern von *Stenamma fulvrum* subsp. *aquia*; *F. wheeleri* in einem verlassenen Ameisennest (?).

**3. Modernes Laub und Holz, Humus.**

Pflanzenmaterial mit geringem Feuchtigkeitsgehalt, wie Holz und Laub, bei denen die toten Zellen luftgefüllt sind, bilden als Zerfallsprodukt Mydopel. Der Zerfall dieser Pflanzenreste wird in feuchter Atmosphäre beschleunigt. In diesen Pflanzenresten und ihren Zerfallsprodukten finden wir nun auf feuchtem Waldboden oder in der Nähe von Gewässern eine große Menge von verschiedenen Species, die erkennen läßt, daß dies wohl der bevorzugte Biotop dieser Fauna ist.

<sup>1</sup>) Europa.

<sup>2</sup>) Amerika.

**Genuinae.**

*E. Atrichopogon lucorum*, *A. (Kempia) haesitans*, *Forcipomyia aquatica*, *F. bipunctata*, *F. corticis* und *corticis* var., *F. erronea*, *F. geniculata*, *F. laboulbeni*, *F. nigra*, *F. pallida*, *F. picea*, *F. regulus*, *F. thienemanni*, *F. turficola*, *F. (Thyriodomyia) palustris*. — *A. F. cilipes*, *F. pergandei*, *F. texanus*.

**Intermediae.**

*E. Dasyhelea obscura*, *D. versicolor*.

**(?) Vermiformes.**

*E. Culicoides fascipennis*, *C. varius*. — *A. Culicoides furens*, *C. stellifer*.

**4. Kot.**

Dieser Biotop bildet einen Übergang vom Mydopel zum Sapropel, wie FEUERBORN schon ausführlich auseinandergesetzt hat. Frischer Kot hat meist einen saprogenen, länger im Freien liegender, „verrotteter“ Kot einen mydogenen Charakter. Es finden sich daher hier Formen, die in beiden Biotopen vorkommen. Bisher sind Larven aus Kuhdung, Pferdemit und menschlichen Exkrementen bekannt. In der Literatur findet sich auch gelegentlich die Bezeichnung „Ackermist“, der wohl auch zu den obengenannten Exkrementen gehört. Die Larven leben meist auf der Unterseite der Kotballen. Die Eiablage findet sicher auf der Oberseite des frischen Kotes statt.

**Genuinae.**

*E. Forcipomyia bipunctata*, *F. brevipennis*, *F. coprophila*, *F. picea*. — *A. Forcipomyia brevipennis*, *F. brumalis*.

**Intermediae.**

*A. Dasyhelea (?) grisea*, *D. mutabilis*.

**5. Faulende Früchte, Kräuter, Pilze.**

Der Wassergehalt dieser Pflanzenreste ist sehr groß, außerdem ist die Wirkung atmosphärischer Luft bei der Zersetzung sehr gering, so daß hier Sapropelbildung vorliegt. Starke Sapropelbildung findet sich bei Früchten und Wurzeln, die im Erdreich von der Luft abgeschlossen sind, geringere bei faulenden Kräutern und Gräsern.

**Genuinae.**

*E. Forcipomyia allocera*, *F. bipunctata*, *F. brevipedicellata*, *F. brevipennis*, *F. ciliata*, *F. picea*, *F. perrisi*, *F. radicola*.

**Intermediae.**

*E. Dasyhelea obscura*.

Tropen: Genera: *Dasyhelea* und *Culicoides*.

**6. Baumfluß.**

Dieser Biotop unterscheidet sich von den anderen durch seinen besonderen Chemismus. Nach WILSON (1926) enthält das Exsudat

sehr viel Zucker, wahrscheinlich Saccharose und Glucose oder Lävulose, der durch Hefepilze in Kohlensäure und Alkohol gespalten wird. WILSON unterscheidet nach der Farbe weißen, braunen, roten und schwarzen Baumfluß, wobei der weiße mit einem  $p_H$  von 4,5 der sauerste ist. Er gibt an, daß Dipteren durch positiven Chemotropismus angelockt werden, oder aber die Formen sich hier wiederfinden, die gewöhnlich unter der Rinde gefunden werden.

Von diesen Baumflüssen unterscheidet sich wesentlich der Harzfluß der Coniferen schon infolge seiner Konsistenz. Da aber hierüber noch zu wenig bekannt ist, ordne ich ihn den Baumflüssen bei.

#### Genuinae.

*E. Forcipomyia pulchritorax* im Baumfluß von Eschen, Kastanien und Ulmen. *F. resinicola* in Harzfluß von *Pinus silvestris*.

#### Intermediae.

*E. D. dufouri* im Baumfluß von Ulmen; *D. flavifrons* von Buchen, Kastanien und Ulmen; *D. obscura* von Eichen, Kastanien, Ulmen und Weißbuchen; *D. versicolor* von Ulmen, Pappeln, Kastanien.

#### Vermiformes.

*A. Culicoides stellifer* im Baumfluß.

### C. Wasserfauna.

(Gruppierung im wesentlichen nach THIENEMANN 1925.)

#### I. Binnengewässer.

##### a) Stehende Gewässer.

##### 7. Pflanzengewässer.

##### α) In chlorophyllarmen Pflanzenteilen.

An den Astgabelungen von Bäumen, in ausgefaulten Asthöhlungen sammelt sich Regenwasser und bildet kleine Tümpel. Hineinfallende Laubreste und Astteile faulen und führen dem Wasser reichlich Schwefelwasserstoff zu. Sehr häufig sind diese Tümpel bei Buchen zu beobachten, man findet sie jedoch auch in Eichen, Pappeln usw.

#### Intermediae.

*E. Dasyhelea lignicola*, *D. obscura*, *D. dufouri* und var. *cavicola*, *D. versicolor*.

#### Vermiformes.

*A. Culicoides guttipennis*.

Tropen: Genera: *Dasyhelea*, *Culicoides* und ? *Homohalea*.

##### β) In chlorophyllreichen Pflanzenteilen.

In den Hohlräumen von Blattachseln oder dicht aneinanderschließenden Blattbasen bilden sich kleine Regenwassertümpel mit ganz besonderer Fauna. Die überwiegende Mehrzahl dieser „gewässerbildenden“

Pflanzen, Zisternengewächse genannt, verteilt sich auf die Tropen. Hier sind faunistisch die Blattachselwässer von Bromeliaceen und *Colocasia* und die Gewässer der *Nepenthes*kannen untersucht worden. Auf diese verteilen sich die Genera: *Forcipomyia* (*Apelma*), *Dasyhelea*, *Culicoides* und *Bezzia* (?).

Bei uns sind es einige Dipsaceen, die durch Verwachsen der gegenständigen Blätter ähnliche Tümpel von ca. 4–5 cm Tiefe bilden. Aus einem solchen Blatttümpel von *Dipsacus silvestris* ist *Dasyhelea bilineata* bekannt.

### 8. Rockpools.

In Höhlungen und Mulden (Abb. 87) von Gesteinen sammelt sich das zusammenlaufende Regen- oder Spritzwasser der Seen- und Meeresküsten und bildet so Tümpel, deren chemische Beschaffenheit sehr



Abb. 87. Rockpools bei den Zwiebergen (Vorharz) (Photo von H. SCHMIDT).

verschieden sein kann, je nach der Art des Gesteins, in dem sich ein derartiger Tümpel befindet. Hat Salzwasser Zutritt, so wird die Salzkonzentration bei der Verdunstung immer größer. Ähnliche Biotope finden sich sogar in Städten; so ein Weihwasserbecken auf einem Münchener Friedhof, in dem eine Reihe von Larven gefunden und gezüchtet wurden.

#### Intermediae.

##### a) Süßwasser.

*E. D. geleiana*, *D. versicolor* und var. *insignipalpis*.

##### b) Salzwasser:

*E. D. halophila*.

Tropen: Genus *Dasyhelea*.

## 9. Tümpel.

Von verschiedener Seite (HARNISCH 1922, SPANDL 1925, STIRNIMANN 1926) ist eine Einteilung der Tümpel vorgenommen worden, von denen ich diejenige nach SPANDL zitieren möchte:

- „I. Vorübergehende Gewässer, entstanden durch Überschwemmungen eines Flusses. Die fraglichen Wasseransammlungen im Inundationsgebiet des Flußlaufes. Die Zeit der Wasserführung ist zumeist das Frühjahr, seltener der Herbst. In vereinzelt Fällen (Unwetterkatastrophen) auch der Sommer.
- II. Vorübergehende Gewässer, entstanden durch die Schneeschmelze. Zeit der Wasserführung Frühjahr, im Hochgebirge die fortgeschrittenen Monate.
- III. Vorübergehende Gewässer, entstanden durch heftige Regen oder Gewitter. Zeit der Wasserführung Sommer und Herbst.
- IV. Vorübergehende Gewässer, entstanden durch Austritt von Grundwasser.
  - a) Grundwassertümpel auf dem Lande.
  - b) Grundwassertümpel in Wäldern.“

Da aber bei allen mir bekannten Metamorphosen die ökologischen Angaben in der Literatur nicht nach diesen Gesichtspunkten gemacht worden sind, ist es leider nicht möglich, eine Einordnung in diese Gruppen vorzunehmen. Angegeben ist nur die Beschaffenheit des Tümpelschlammes. Die meisten Angaben stimmen darin überein, daß die Larven in dem Algenbewuchs leben. Im folgenden ordne ich die Larven nach dem Substrat ein, in dem sie gefunden wurden.

**Im Laub:****Genuinae.**

*E. Atrichopogon fossicola*, *A. putredinis*.

**Intermediae.**

*E. Dasyhelea coarctata* (?), *D. inclusa* (röhrenbauend), *D. zarřeli*.

**Vermiformes.**

*E. Bezzia bidentata* (?), *B. hydrophila*, *B. picticornis*, *B. taeniata* var. *boemica*, *C. nubeculosus*, *Palpomyia algarum*, *P. lineata*, *P. octasema*, *P. unifasciata* (?). — *A. Bezzia setulosa*.

**In Sand mit Schlamm:****Vermiformes.**

*E. Bezzia chrysocoma*, *Culicoides pictipennis*, *C. pulicaris*. — *A. Culicoides furens*, *C. varipennis* (?).

**Muscliformes.**

*A. Leptoconops* sp.

Tropen: Genera: *Ankistrodactylus*, *Bezzia*, *Culicoides*, *Dasyhelea*, *Dicrobezzia*, *Eukraiohelea*, *Holoconops*, *Neoceratopogon*, *Nilobezzia*, *Palpomyia*, *Parabezzia*, *Parrotia*, *Probezzia*, *Sphaeromias*, *Stilobezzia*.

## 10. Teiche und Litoral der Seen.

Da das Litoral der Seen und die Teiche sich im wesentlichen gleichen, wurden diese beiden Biotope zusammengestellt. Hier findet sich nun das Hauptkontingent der Larven. Die Verteilung der einzelnen Species ist hier wohl mehr geographisch als ökologisch bedingt. Auch LUND-BECK (1926) bezeichnet sie als „ökologisch indifferent“. Er macht jedoch eine Einschränkung, auf die ich weiter unten noch zurückkomme. Allerdings glaubt VALLE (1927/28) aus seinen Funden ein Überwiegen der Ceratopogonidae in Dyseen mit moorigem Wasser feststellen zu können. Ein Massenaufreten konnte ich an einigen lauenburgischen Seen beobachten. Das führe ich jedoch auf die reichliche Litoralflora — in diesen Seen waren es Sphagnen — zurück. Am Tegeler See in der Nähe Berlins, der typologisch nichts mit den eben angeführten gemein hat, fand ich ebenfalls eine Massenentwicklung von *Palpomyia lineata* (MAYER 1933) — die gleiche Species wie in den lauenburgischen Seen! —, jedoch nur dort, wo eine dichte Algenvegetation herrschte. In einer Unterredung mit Herrn OHLE erfuhr ich auch, daß die chemischen Verhältnisse des Litorals auch nur sehr wenig differieren. Mithin verliert die Litoralfauna für die Charakterisierung der Seentypen an Bedeutung.

Eine Einteilung wurde vorgenommen nach Species, die entweder Pflanzen, Sand oder Fäulnis vorzuziehen scheinen. Es läßt sich eben noch zu wenig sagen, da viele Literaturangaben sich auf den Sammelbegriff *Ceratopogon* beschränken.

### In Algen und Uferpflanzen:

#### Intermediae.

*E. D. pallidiventris*, *D. sp.*

#### Vermiformes.

*E. Bezzia annulipes*, *B. bidentata*, *B. fossicola*, *B. hungarica*, *B. hydrophila*, *B. parvidens*, *B. ploemensis*, *B. solstitialis* u. var., *B. taeniata*, *Palpomyia flavipes*, *P. lineata*, *P. semiermis*, *P. winnertzi*, *Probezzia algarum*, *Pr. bicolor*, *Pr. brehmiana*, *Sphaeromias copiosa*, *Stilobezzia sp.* — *A. Johannsenomyia albaria*, *Palpomyia longipennis*, *Probezzia glaber*, *Pr. pallida*.

### In Sand und Schlamm.

*E. Culicoides concitus* var., *C. pulicaris*, *C. rivicola*, *C. stigmaticus*, *Dicrobezzia venusta* var. (?), *Johannsenomyia dentata*, *J. inermis*.

### In faulenden Uferpflanzen und Genist.

*E. Palpomyia lineata*, *Probezzia sp.*, *Sphaeromias fasciata*.

Tropen: Genera: *Bezzia*, *Dasyhelea*, *Probezzia*.

## 11. Profundal.

Aus dem Profundal sind sehr viele Ceratopogoniden bekannt; leider fehlt eine nähere Bestimmung. Nach einer Mitteilung Professor THIENEMANNs, der einen großen Teil des bekannten Materials bestimmt und gesichtet hat, dürften es stets Vertreter der „*Bezzia*-Gruppe“ sein. Sie finden sich in der Tiefe wohl fast aller Seen, aber nur in geringer Anzahl. Die größte bekannte Tiefe, aus der Ceratopogon-Larven bekannt sind, beträgt 34–43 m (EKMANN 1915). Aber auch hier — wie in den meisten Fällen — wurde nur ein Exemplar gefunden. Eine außerordentlich dichte Besiedlung des Profundals durch eine Form, „die durch ihre Größe deutlich von der Sublitoralart unterschieden ist“, will LUNDBECK (1926) in verschiedenen Seen nachgewiesen haben. Er schließt diese Art von den ökologisch indifferenten aus (p. 371) und hält sie für einen Typus des Schlammes seiner Trophiestufe A III.

Für diese Seen beträgt die mittlere Tiefe 4 m im Durchschnitt und 8 m als Höchstzone. Diese Tiefen sind aber häufig noch von Litoralformen besiedelt. Nun fand er im Tresdorfer See in einer Tiefe von 12–14 m (311,1) Larven, in einer Tiefe über 14 m 222,2 Larven pro qm, d. h. (7) und 5 Larven pro Greiferfang. Da nur eine Probeserie entnommen wurde, kann über die wirkliche Besiedlungsdichte gar nichts ausgesagt werden. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, auf die quantitative Auswertung der Ceratopogon-Fänge etwas näher einzugehen. Bei meinen Arbeiten versuchte ich zuerst, meine Fänge quantitativ auszuwerten. Aber allzu große Differenzen zwischen einzelnen Proben hielten mich davon ab. Daß solche Ungleichmäßigkeiten zwischen den einzelnen Greiferproben nicht nur bei Ceratopogoniden auftreten, ist bereits bekannt. So konnte LENZ (1931) zwischen einzelnen Probeentnahmen eine Differenz von 400–500% feststellen. Für die Ceratopogoniden mögen als ähnliche Beispiele folgende Ergebnisse dienen:

Beim Absuchen eines Areals von 1 dcm<sup>2</sup> im Uferrand der Ahlsborg (Gr. Plöner See) erhielt ich am 7. 5. 1931 folgende Werte:

Probe-Nr.	Zahl der Larven
1	0
2	0
3	89!

Die Probeentnahmestellen befanden sich am Nordufer in dichtem Baumwurzelgeflecht.

Am 29. 1. 31 nahm ich 6 Proben mit der Dredge im kleinen Uklei-See aus einer Tiefe von 4 m und nur in einer Probe fand ich 3 Larven.



Ferner fand sich am 4. 7. 31 nur in einer von 4 mit dem Ekman-Birge genommenen Proben eine Larve. Die Probe stammte aus einer Tiefe von 4 m.

Diese Differenzen lassen sich leicht erklären, wenn man die Eiablage der Imagines berücksichtigt. Man findet die Eipakete stets an Stellen, wo Nahrungsüberschuß herrscht, nämlich meist an algenüberzogenen Steinen oder in Algenwatten in der Nähe des Ufers. Hier ist kein Grund zur Nahrungssuche vorhanden, bei der sich die Larven natürlich verteilen müßten. Meine Funde ergaben daher im Litoral stets Mengen, so daß man von einer Nesterbildung sprechen kann. Gewiß findet man auch häufig Einzelexemplare, die sicher durch Strömung oder Wellenbewegung ausgespült sind. — Bei Profundalformen ist eine Nesterbildung ebenfalls zu erklären. Legt doch *Dicrobezzia* ihre Eier pelagisch ab. Die von LUNDBECK beschriebenen Larven, die ich selbst untersuchen konnte, gehören zum Genus *Sphaeromias*. Hiervon ist die Eiablage allerdings noch nicht bekannt, so daß dieses Massenaufreten vorläufig nicht geklärt werden kann. *Sphaeromias*-Larven fand ich aber im Litoral auch in großen Mengen in stark faulendem Schilfgenist.

Somit betrachte ich die Ceratopogoniden nicht als eigentliche Profundaltiere.

Bekannt ist als Species bisher nur *Palpomyia lineata* aus dem Garrensee in 20 m Tiefe. In einem Dredgefang am 10. 8. 31 fand sich nur diese eine Larve, die gezüchtet wurde. Diese Species fand sich im Mai des folgenden Jahres im Litoral des gleichen Sees. Auch am 10. 8. 31 waren Larven im Litoral vorhanden, sie waren aber zu jung, so daß die Zucht mißlang. Die Larve aus dem Profundal war sicher ein Nachzügler, dessen Entwicklung durch das kalte Tiefenwasser gehemmt worden war.

#### b) Fließende Gewässer.

##### 12. Quellen.

Dieser Biotop gehört nach THIENEMANN (1925) mit zur „Fauna liminaria“. Nach der von mir oben gegebenen Definition stelle ich ihn jedoch hierher. Eine Grenze ist gar nicht zu ziehen. Dies zeigt einerseits das Auftreten von Genera, die in der Grenzfauna heimisch sind, andererseits finden sich hier Genera, die nur als aquatisch anzusehen sind. Sind doch gerade hier eine Reihe von Biotopen, aquatische wie liminarische, auf den kleinsten Raum zusammengedrückt. Eine kleine Wasserader genügt den Ansprüchen der „Wasserfauna“, ein darin liegender Ast denjenigen der „Grenzfauna“. Infolge der meist geringen Strömung treten sowohl rheophile als auch lenitische Formen auf.

**Genulinae.**

*E. Atrichopogon lucorum*, *A. thienemanni* und var. *nitens*, *A. transversalis*.

**Intermediae.**

*E. Dasyhelea notata*.

**Vermiformes.**

*E. Culicoides heterocerus* u. var., *C. pulicaris*, *C. rivicola*, *C. obsoletus* u. var., *Palpomyia flavipes*, *P. nigripictus*, *P. variipilus*, *Sphaeromias fasciata*, *Stilobezzia gracilis*.

Tropen: Genera: *Dasyhelea*, *Parabezzia*, *Probezzia*, *Stilobezzia*.

**13. Bäche und Flüsse.**

Für die Uferzonen gilt hier das gleiche wie für die Quellformen. Die Strömung am Uferrand ist geringer als in der Mitte, die Ablagerungen sind größer, kurz: Es liegen an den einzelnen, engbegrenzten Stellen Verhältnisse vor, wie sie an den vorher aufgezählten Biotopen auch vorhanden sind. Nur die Bewohner des Flußbodens wären als typisch für diesen Biotop zu bezeichnen. Aber auch hier liegen zu wenig Angaben vor. Größere Untersuchungen beschränkten sich nur auf die Angabe: *Bezzia* oder *Culicoides*.

Diesem Biotop wurde auch die Fauna hygropetrica beigezählt, da die hier vorkommenden *Atrichopogon*-Larven sich nicht auf diese beschränken, sondern auch in tieferem Wasser an der Unterseite von Steinen leben.

**Genulinae.**

*E. Atrichopogon muelleri*, *A. trifasciatus* var. *globularis*, *A. fuscus*.

**Vermiformes.**

*E. Bezzia chrysocoma*, *B. nobilis*, *B. nodosipes*, *B. picticornis*, *Culicoides fascipennis*, *C. winnertzi*, *C. pictipennis*, *C. setosinervis*, *Dicrobezzia venusta*, *Palpomyia flavipes*, *Probezzia glyceriae*, *Pr. typhae*, *Pr. xanthogaster*. — *A. Johannsenomyia albaria*, *J. flavidula*, *Palpomyia longipennis*.

Tropen: Genera: *Culicoides*, *Dasyhelea*, *Probezzia*, *Sphaeromias*, *Stilobezzia* (Als Bewohner der Wasserfälle wurden in Niederl.-Indien *Dasyhelea* und *Stilobezzia* gefunden.)

c) Gewässer mit abnormen Temperaturverhältnissen und besonderem

**Chemismus.****14. Thermalgewässer.**

Das Vorkommen von Ceratopogoniden in Thermen ist in der Literatur erst von BRUES (1928) beschrieben worden. Eine systematische Untersuchung einiger Thermalgewässer wurde im gleichen Jahr von THIENEMANN und seinen Mitarbeitern in Holländisch-Indien vorgenommen.

So wies THIENEMANN (1931) als einzigen Bewohner von Cyano-phyceenpolstern der Thermen von Tjibodas (Java) *Dasyhelea tersa* nach. Die Temperatur des Wassers betrug 52° C. In Solfataren von Sigaol (Sumatra, Tobasee) mit einer Temperatur von 38° C und einem  $p_H$  von 2,68 wurde die gleiche Species gefunden. Eine andere Form wurde mit *Culicoides* sp. in Salzwasserquellen (3–4% Salzgehalt), die eine Temperatur von ca. 31° C hatten, angetroffen. Dieser Form dürfte die von BRUES (1928) beschriebene sehr nahe stehen. Sie wurde im überfließenden Wasser eines Geysers mit 39,6° C und 38,8° C gefunden. Zu den einzigen Bewohnern dieser Biotope dürften nur die beiden Genera: *Dasyhelea* und *Culicoides* gerechnet werden.

### 15. Binnensalzwässer.

Hier wie bei dem vorher erwähnten Biotop hat eine starke Auslese stattgefunden, so daß nur wenige Genera als Bewohner dieses Biotops zu nennen sind. Ein Teil der Species des eben behandelten Biotops könnte auch hier zugezählt werden. Da aber die hohe Temperatur für die Einordnung ausschlaggebend war, werden sie hier nicht mehr mit aufgeführt. Bei Behandlung der Rockpools wurde schon eine Species erwähnt. Verschiedene Untersuchungen in Binnensalzwässern haben gezeigt, daß die dort auftretenden Genera euryhalin sind, so daß von der Angabe der Salzkonzentration abgesehen werden kann. — Die Larven finden sich meist in großen Mengen in den Algenwatten. (Einordnung in Formengruppen z. T. nach THIENEMANN 1926.)

#### Halobiont.

##### Intermediae.

*E. Dasyhelea bistriata*, *D. diplosis* u. var. *subaequalis*, *D. flaviventris*, *D. longipalpis*.

##### Vermiformes.

*E. Bezzia trilobata*, *Culicoides crassiforceps*, *C. halophilus*, *C. punctatidorsum*, *C. riethi*, *C. salicola*, *C. salinarius*. — *A. Culicoides* sp. (PACKARD 1871, PING), *C. varipennis*.

#### Halophil.

##### Intermediae.

*E. Dasyhelea modesta*.

##### Vermiformes.

*E. Culicoides circumscriptus*, *C. nubeculosus*, *C. pictipennis*, *C. pulicaris*.

##### Muselformes.

*A. Leptoconops kerteszi*.

**II. Brackwasser.**

## 16. Strandseen u. dgl.

Die Zahl der bisher bekannten Brackwasserformen ist sehr gering. Eine Angabe hierüber findet sich nur bei THIENEMANN (1928). Merkwürdigerweise sind es nur Vertreter der Sectio Vermiformes. Eine eingehendere Untersuchung würde sicher auch Vertreter der anderen Sectionen als Bewohner des Brackwassers erkennen lassen.

**Vermiformes.**

*E. Sphaeromias ocularis*, *Probezzia bicolor*, *Pr. rufithorax*.

**III. Meer.**

## 17. Gezeitenzone.

Kleine Seewassertümpel und faulende Pflanzen, die während der Ebbe die Gezeitenzone bedecken, bieten eine günstige Gelegenheit für die Eiablage halobionter und halophiler Formen. So sind eine Reihe der oben angeführten Formen hier wieder anzutreffen.

**Intermediae.**

*E. Dasyhelea algarum*. — *A. Dasyhelea* (?) *filibranchius*.

**Vermiformes.**

*E. Bezzia trilobata*, *Culicoides algarum*, *C. nubeculosus*, *C. pulicaris*. — *A. C. insignis*, *C. furens*, *C. marum*, *C. phlebotomus*.

**Muscliformes.**

*A. Leptoconops* sp.

Ein günstiges Nahrungsreservoir findet sich in Krabbenlöchern. Daher sind auch hier Larven anzutreffen. Diese Formen sind allerdings nur aus tropischen Gegenden bekannt. Diese hier vorkommenden Species sind jedoch nicht allein auf Krabbenlöcher beschränkt, wie afrikanische Funde zeigen.

*A. C. reticulatus*.

Aus dieser Zusammenstellung der einzelnen Biotope läßt sich die Hauptverbreitung einiger Genera deutlich erkennen. Auf den Abb. 88 bis 91 sind in einem Koordinatensystem auf den Abszissen die Biotope (die Zahlen entsprechen der Reihenfolge der Zusammenstellung) und auf den Ordinaten die Specieszahlen der bei uns heimischen Genera eingetragen. Die so entstehenden Kurven zeigen für das Genus *Forcipomyia* (Abb. 88) eine Begrenzung auf die Biotope 1-6, d. h. diese Form tritt nur in der Land- und Grenzfauna auf. *Dasyhelea* (Abb. 89) dagegen tritt in allen Faunengebieten auf. Auf die Wasserfauna sind *Culicoides* und *Bezzia* s. l. (Abb. 90/91) beschränkt. Nach Abb. 90 scheint *Culicoides* auch in der Fauna liminaria aufzutreten.

Hierbei ist zu beachten, daß dieser Biotop sehr weit gefaßt ist. Aus den einzelnen Literaturstellen läßt sich im einzelnen nicht feststellen, wie die nähere Umgebung beschaffen ist. So kann ich z. B. faulendes Holz im und am Wasser finden. Im Wasser kann es von ganz verschiedenen Formen besiedelt sein, je nachdem, ob es auf dem Wasser

Zahl der Spezies pro Biotop.

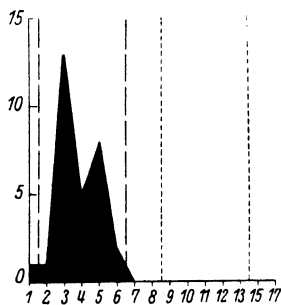


Abb. 88. *Forcipomyia*.

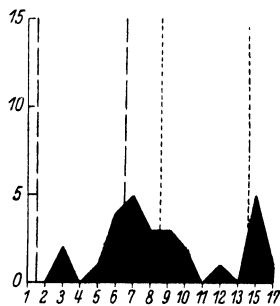


Abb. 89. *Dasyhelca*.

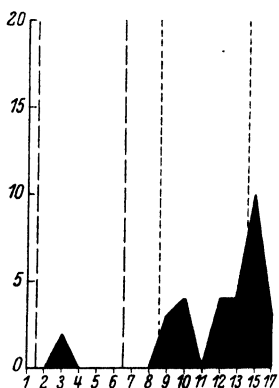


Abb. 90. *Culicoides*.

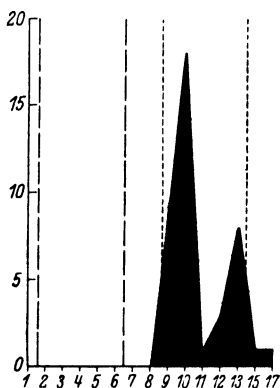


Abb. 91. *Bezzia, Palpomyia und Probezzia*.

schwimmt oder im Wasser liegt. So fand ich an einem faulendem Baumstamm, der im Wasser lag, *Palpomyia*- und *Forcipomyia*-Larven. Die *Palpomyia*-Larven befanden sich an dem im Wasser liegenden Teil, während *Forcipomyia* nur in den nicht überspülten Regionen lebte. Aus diesem Grunde soll dieser Biotop nicht weiter berücksichtigt werden.

In der Abb. 91 ist *Bezzia* mit den Genera *Probezzia* und *Palpomyia* zusammen aufgestellt worden, da morphologisch wie systematisch keine wesentlichen Unterschiede bestehen.

Die Verteilung über die einzelnen Faunengebiete ist nun nicht etwa als Zufall zu betrachten. Könnte man doch die enorme Specieszahl einiger Genera auf eine genauere Untersuchung der bestimmten Biotope zurückführen. Dieser Einwand kann durch die Verbreitung „eurytoper“ Formen entkräftet werden.

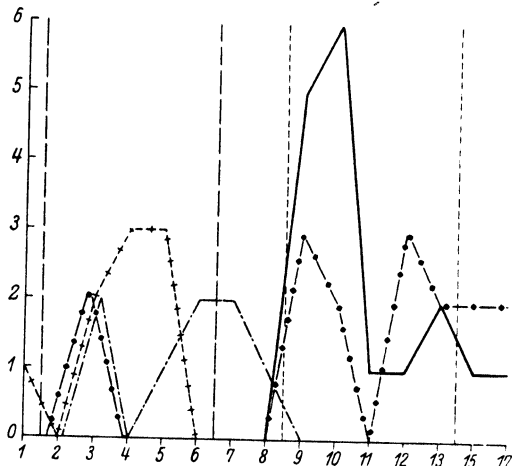


Abb. 92. Zahl der „eurytoper“ Spezies pro Biotop. (Erkl. vergl. Abb. 93).

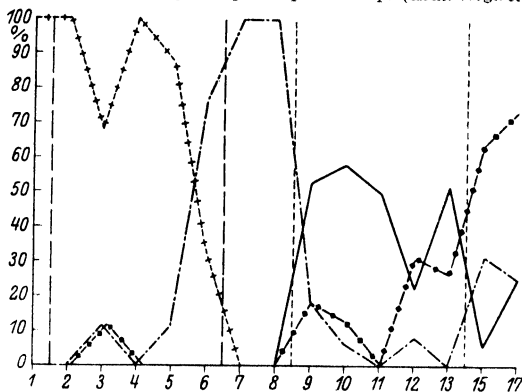


Abb. 93. Prozentuale Verteilung der einzelnen Genera auf die einzelnen Biotope.  
 —+—+—+—+ *Forcipomyia*      —•—•—•—•—• *Culicoides*  
 —·—·—·—·—· *Dasyhelea*      —•—•—•—•—• *Bezzia, Probezzia u. Palpomyia*.

Hier soll gleich erwähnt werden, daß die Bezeichnung „eurytop“ ganz eng gefaßt ist. Ich bezeichne hiermit die Formen, die in mehreren, mindestens zwei, Biotopen zugleich auftreten. Hieraus ergibt sich, daß diese Bezeichnung vielleicht nicht ganz dem sonstigen wissenschaftlichen Sprachgebrauch entspricht.

Die Abb. 92 zeigt nun auch die Begrenzung der einzelnen Genera in der oben erwähnten Weise.

Die prozentuale Zusammensetzung der Biotopbesiedlung durch Ceratopogoniden zeigt Abb. 93. Hier läßt sich auch die Verteilung der Gattung *Dasyhelea* deutlich erkennen; diese ist der einzige Bewohner unserer Pflanzengewässer. *Bezzia* s. l. hingegen bildet in überwiegender Mehrzahl die Ceratopogoniden-Besiedlung unserer normalen Gewässer. *Culicoides* tritt zwar auch in diesen auf, bildet jedoch den Hauptbestandteil der einseitig charakteristischen Gewässer.

In dieser Betrachtung wurde nur auf die Genusverbreitung der 4 Gattungen: *Forcipomyia*, *Dasyhelea*, *Culicoides* und *Bezzia* s. l. eingegangen, da von den übrigen, in der Biotopzusammenstellung erwähnten Gattungen zu wenig Species bekannt sind. Diese Species sind bei der prozentualen Berechnung mit berücksichtigt, jedoch nicht mit eingezeichnet worden. Über ihre Verteilung läßt sich ein Überblick erst gewinnen, wenn mehr Material vorliegt. Aus dem gleichen Grunde wurde eine Speciesverbreitung nicht berücksichtigt.

## V. Biologie der Jugendstadien.

Die Lebensweise der einzelnen Larvengruppen ist ebenso wie ihr morphologischer Aufbau und ihre ökologische Verteilung sehr verschieden. Wie weit man spezifische Reaktionen auf gewisse Umweltfaktoren als Anpassung oder nicht als solche bezeichnen kann, mag dahingestellt bleiben.

So besteht schon ein großer Unterschied in der Fortbewegung der Larven.

Die Genuinae bewegen sich sehr langsam fort. Sie schieben erst die vorderen Fußstummel vor und ziehen die hinteren nach, so daß der Körper in einer dauernden Wellenbewegung ist. Eine andere Art der Bewegung haben die Intermediae, da ihnen ja der vordere Fußstummel fehlt. Sie graben die hinteren Nachschieber in das Substrat, wobei der Körper eine S-förmige Stellung einnimmt. Dann wird der Körper nach vorn geschoben, bis er ziemlich gestreckt ist. Nun werden die Nachschieber wieder herausgezogen, der Körper krümmt sich wieder S-förmig, jedoch in entgegengesetzter Richtung als vorher, so daß das Analsegment immer von der einen zur anderen Seite pendelt. Diese Bewegung geht sehr rasch vor sich. Die schnellste Bewegung haben aber die Vermiformes, wenn sie schwimmen. Hierbei schwingt der Körper anscheinend zwischen zwei festen Punkten, die ungefähr im

II. und X. Körpersegment liegen. Eine schlangenförmige Kriechbewegung ist auch bei den Vermiformes zu beobachten.

Die Genuinae besitzen nun gewisse charakteristische Eigenschaften, die anderen Larven fehlen und die vielleicht als ökologische Anpassung gedeutet werden können.

So sieht man bei *Forcipomyia*-Larven häufig 2 Reihen kleiner Wassertropfen, die auf den Lanzettborsten sitzen. Bringt man die Larven in trockene Luft, so verschwinden die Wassertröpfchen. Wird die Luft feuchter, so erscheinen sie wieder. Einige Autoren (KEILIN 1918, SAUNDERS 1924) halten dies für ein Schutzmittel gegen die Austrocknung und eine Einrichtung zur Erleichterung der Atmung, da ja die Ceratopogon-Larven ein geschlossenes Tracheensystem besitzen. Sie erklären das Entstehen des Tropfens mit einer hygroskopischen Substanz, die sich in der Verdickung der Lanzettborste befindet. Durch diese wird dauernd Wasser aus der Luft aufgenommen, das an der Borste entlangrinnt und so die Haut feucht hält.

Der Gefahr der Eintrocknung sind die Intermediae in höherem Grade ausgesetzt, da sie es ja sind, die die kleinsten Pfützen an Pflanzen oder Steinen bewohnen. GELEI (1930) beschreibt einige Versuche mit *Dasyhelea*-Larven, die eine enorme Widerstandsfähigkeit gegen Trockenheit besitzen. 500 Larven wurden mit 5,567 g trockener Erde auf ein Uhrglas gelegt und 40 Tage im Laboratorium offen stehen gelassen. Darauf wurden ungefähr 236 Larven 8 Tage in einen Exsikkator gestellt. Nach dieser Zeit wurden die Larven wieder angefeuchtet: von den 236 lebten noch 94 Stück! Aus der Lebensweise dieser Larven — es ist die Species *D. geleiana* (v. ZILAH 1931) — geht hervor, daß sie in der Natur ähnliche Trockenperioden durchzumachen haben, die sie in anabiotischem Zustande überstehen. Ähnliche Versuche machte ich mit *D. versicolor*. Die Larven stammten aus einem stark mit Moos bewachsenem Rockpool aus dem Harz. Sie waren negativ phototaktisch und hatten daher schon einen hinreichenden Schutz vor zu starker Austrocknung. 20 Larven brachte ich auf ein Uhrgläschen mit trockenem Fließpapier. Die Larven versuchten zuerst, aus dem Uhrgläschen herauszukriechen. Als ihnen das nicht gelang, rollten sie sich zusammen und streckten dann plötzlich den Körper, so daß sie um 3 bis 4 Körperlängen vorwärtsschnellten. Das Uhrglas wurde darauf mit einem Gläschen bedeckt. Nach einiger Zeit beruhigten sich die Larven und fielen in Anabiose. Nach 10 Tagen sahen sie noch ganz frisch aus. Später aber schrumpften sie zusammen. Nach einem Monat befeuchtete ich das Fließpapier. Es lebte nur noch eine Larve; die anderen waren zu stark eingetrocknet.



Eine andere Milieuanpassung zeigen die Vermiformes. Sie leben meist in Biotopen, die einer Austrocknung nicht ausgesetzt sind. Dafür besteht aber die Gefahr, daß sie im Winter einfrieren. Daß *Culicoides* und *Bezzia* solche Frostperioden ohne Schaden durchmachen können, konnte ich selbst beobachten. Bei einem Fang am 29. 1. 31 fand ich in der Eisschicht des Uklei-Sees eine *Bezzia*-Larve mit Blättern eingefroren. Diese Larve, aufgetaut, konnte in der Zucht noch bis zur Puppe gebracht werden. Sie ging dann aber ein. Eine Reihe von *Culicoides*-Larven aus Salzwasser wurden in eine Petrischale zum Einfrieren gebracht. Zuerst taute ich sie nach einem Tag wieder auf. Es war keine Larve eingegangen. Das gleiche wiederholte ich nach drei Tagen und wiederum nach 5 Tagen. Obgleich die Larven mehrere Male eingefroren waren, blieben sie am Leben. Ähnliche Beobachtungen sind von BOLDYREWA (1930) und SERNOW (1929) in eingefrorenen Teichen gemacht worden. Auch PRATT (1907) glaubt, ein Überwintern der Larven im Eise annehmen zu dürfen. Wie weit diese Annahme berechtigt ist, bedarf einer genaueren Untersuchung. BOLDYREWA zitiert HEISS, der im Gegensatz hierzu festgestellt hat, daß Ceratopogonlarven sich in den Boden eingraben und so überwintern.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß die Larven gegen Temperatureinflüsse außerordentliche Widerstandsfähigkeit besitzen. Die Larven sind daher, wenn sie überhaupt auftreten, stets zu finden. Auf die „Nestbildung“ der Litoralf Formen ist oben schon hingewiesen worden. Noch besser ist dies bei dem Genus *Forcipomyia* zu beobachten, wo die Larven in Gruppen bis zu 10 Stück, nach SAUNDERS (1924) sogar bis zu 100 Stück, dicht gedrängt zusammenliegen. Daß ich diese Ansammlungen auf die Eiablage und „günstige“ Nahrungsverhältnisse zurückführe, habe ich schon oben betont. Gewiß scheinen auch Fälle vorzukommen, wo eine gewisse Vorliebe für eine bestimmte Nahrung ein Wandern der Larven hervorrufen kann. So stellte v. ZILAH (1931) eine Umgruppierung von *Dasyhelea*-Larven in einem Aquarium fest, die durch eine reiche Algenvegetation verursacht worden war.

Damit kommen wir zu der Frage der Nahrungsaufnahme. Darmuntersuchungen und Beobachtungen liegen schon sehr viele vor. PRATT (1907) gibt an, daß *Culicoides*-Larven tote Insektenlarven und Exuvien fressen. SAUNDERS (1924, 1925) bezeichnet als Nahrung der *Forcipomyia*-Larven Conidiensporen, Pilzhypen und verwesende Substanz. Auch das Aussaugen einer Tanypine durch *Bezzia* konnte er beobachten. PAINTER (1926) konnte bei seinen Darmuntersuchungen an *Culicoides* als Darminhalt nur Diatomeen feststellen. Diese

Beobachtungen wurden aber nur gelegentlich gemacht. Eine genauere Analyse findet sich bei LANG (1931), der die Nahrungsaufnahme einiger Dipterenlarven aus der Bodenfauna von Seen untersuchte. Er kam zu dem Ergebnis, daß *Culicoides* zu den Larventypen gehört, „die ihre Nahrung mit Selektion aufnehmen“, und nennt sie Feinfiltratoren. Er vermutet, daß sie von Bakterien und Nannoplankton leben, da sie keinen Schlamm aufnehmen. Daraufhin untersuchte ich systematisch eine ganze Reihe von Ceratopogoniden. Hiernach läßt sich nun eine deutliche Scheidung nach der Größe des Nahrungspartikelchens vornehmen. Diese hängt von der Größe des Pharyngealskeletts ab. Formen mit kräftigem Pharyngealskelett, wie die Genuinae, Intermediae und *Culicoides* Typ I enthalten in ihrem Darm Pilzmycel, Grobdetritus, Pollen, Blattreste, Insektenborsten, Diatomeen usw., aber auch feine Partikelchen, wie Algen und Feindetritus. Die übrigen Larventypen enthalten dagegen nur feine Partikelchen. Wie ist nun diese Trennung zu erklären, beruht sie auf einer „Selektion“ oder nicht? Die Klärung dieser Frage ergibt sich bei Beobachtung der Art der Nahrungsaufnahme. Bei *Bezzia*-Larven ist das Kopfskelett noch einigermaßen zu erkennen, da der Kopf hell ist. Man sieht, daß die Larve mit den Mandibeln das Substrat aufwühlt und in das Mundfeld einführt. Ist die Mundöffnung gefüllt, so klappt das Pharyngealskelett bis zur Pharynxöffnung, wobei Pharynxplatte und Pharyngealangulus fest ineinanderliegen, wie ich mich an fixiertem Material überzeugen konnte. Darauf geht der ganze Apparat ruckartig in die alte Lage zurück und saugt die Nahrungspartikelchen mit in den Pharynx (Abb. 72). Ist der obere Pharynxteil gefüllt, so geht der Pharyngealangulus aus der Kauplatte nach unten zurück und die Nahrungspartikelchen können den Pharynx passieren. Hierbei findet keine willkürliche Auswahl statt. Konnte ich doch bei mehreren Tieren eine Schichtung im Darm feststellen, die sich auf den Aufenthaltsort zur Zeit der Nahrungsaufnahme zurückführen ließ. So enthielt der Darm eines Tieres oral feine Schlammpartikel und analwärts Algen. Bei den Genuinen und Intermediae gestaltet sich die Nahrungsaufnahme schwieriger, da die Nahrungspartikel sich meist nicht in einem flüssigen Medium befinden. Es muß daher eine größere Saugkraft angewandt werden, die durch Vergrößerung des Querschnitts des Pharyngealapparates und stärkere Muskulatur erzielt wird. Beim Einsaugen der Nahrungspartikel passieren die kleinen Partikel die Kämme, während die größeren durch die Kammkammer geleitet und dort zerrieben werden. Diese Kammkammer enthält bei der Präparation meist starke Nahrungspartikel.

Ein Aussaugen konnte ich nicht beobachten. Jedoch teilte mir Herr Professor THIENEMANN mit, daß bei seinen Zuchten in Holländisch-Indien meist nicht mehr ganz lebhafte Culiciden ausgesaugt wurden. Ähnliche Beobachtungen in den Tropen machte auch CARTER (1919). Auch in diesen Fällen kann man die Larven nicht im eigentlichen Sinne als räuberisch bezeichnen. Denn wahrscheinlich hakt sich die Ceratopogon-Larve zufällig in den kranken oder toten Larvenkörper ein und findet hier nun Nahrung in Hülle und Fülle! Nach v. ZILAH (1931) bilden auch Rädertiere und wahrscheinlich Protozoen einen Teil der Ceratopogon-Nahrung. Aber auch diese Funde lassen sich als unwillkürliche Nahrungsaufnahme bezeichnen.

Nach einem längeren oder kürzeren Larvenstadium verpuppt sich die Larve. Bei *D. versicolor* aus Baumfluß konnte ich beobachten, wie die Larve vor der Verpuppung eine Schleimhülle spannt, in der nachher die Puppenhaut eingebettet lag. Ähnliche Gespinste sind bei *D. inclusa* (ZAVŘEL 1917) und *D. longipalpis* (THIENEMANN 1928) wiederholt beobachtet worden. KLEIBER (1911) beobachtete sogar Gehäuse aus Algen und Sphagnumfragmenten.

Bei den Puppen sind im allgemeinen keine wesentlichen Unterschiede zu beobachten, da sie ja durchweg, ausgenommen *Forcipomyia* und einige andere, im freien Wasser an der Oberfläche treiben. Hierdurch sind die Puppen mehr oder weniger der Sonne ausgesetzt, was eine verschiedene Pigmentation bei ihnen zur Folge hat. So sind Puppen aus der Sonne stark ausgesetzten Biotopen stets dunkler pigmentiert als solche aus schattigen Stellen. Die Puppen der Baumformen sind stets sehr zart. Bei den Landformen könnte man vielleicht als Anpassungserscheinung die kräftige Ausbildung einiger ventraler Borstenhöcker bezeichnen, die als Stützorgane dienen mögen. Auch sind die Prothorakalhörner hier außerordentlich kurz, im Gegensatz zu den aquatischen Formen. Ist dieser Übergang doch deutlich bei *Forcipomyia* zu sehen, wo das aquatische Subgenus *Apelma* sogleich den Habitus einer Vermiformes-Puppe annimmt. Die Puppen der Landformen liegen zudem regungslos, während die der aquatischen Genera häufig sehr lebhaft hin- und herpendeln. Die Prothorakalhörner sind auch meist sehr lang. Das Analsegment mit seinen oft sehr langen Spitzen kann hier gut zur Unterstützung der Stabilität dienen.

Wie schon oben gesagt, treiben die meisten Puppen an der Wasseroberfläche, so daß eine annähernd gleiche Ausbildung der Prothorakalhörner vorliegt. Eine Ausnahme hiervon scheint die *Longipalpis*-Gruppe der *Intermediae* zu bilden. Hier konnte ich beobachten, daß

die Puppen auf dem Boden des Zuchtglases liegen blieben, obwohl ihre, wenn auch sehr langen, Prothorakalhörner nicht bis zur Wasseroberfläche reichten. Diese zeigen auch einen wesentlich anderen Bau als die der übrigen Gruppen. Sehr kleine Stigmenöffnungen in enorm großer Zahl sind über das ganze Horn verteilt, so daß die Vermutung naheliegt, daß eine  $O_2$ -Aufnahme unmittelbar aus dem Wasser stattfindet, wie sie ja auch bei den Larven angenommen werden muß. Diese Gruppe zeigt daher auch beim Schlüpfen der Imagines ein merkwürdiges Verhalten. Während die übrigen still an der Wasseroberfläche hängen bleiben, beginnen diese Puppen mit ihren Borstenhöckern zu kriechen. So fand ich sie meist in 4 cm Höhe am Zuchtglase hängen, wo dann auch die Imagines schlüpften.

Das Schlüpfen der Imago tritt meist nach dem 2.-4. Tage der Puppenruhe ein. Die Zeit ist jedoch von der Lufttemperatur abhängig. So trat bei kalter Witterung eine Verzögerung des Schlüpfens um das Fünffache der Zeit ein. Temperaturmessungen sind leider nicht vorgenommen worden, so daß feste Beziehungen zwischen Schlüpfzeit und Lufttemperatur nicht aufgestellt werden konnten. Als kürzeste Zeitdauer beobachtete ich an heißen Sommertagen 2 Tage, an kalten regnerischen Wintertagen 2 Wochen. Hiermit parallel läuft auch die Sterblichkeitsziffer der Puppen. Puppen, die sehr lange liegen, fallen einer Verpilzung viel eher anheim als solche, die kurze Zeit liegen. Denn in Kälteperioden verhalten sich die Puppen ziemlich regungslos und bilden daher für Parasiten eine geeignete Angriffsfläche.

Welche Parasiten finden sich nun bei den Ceratopogonidae? Die Entoparasiten von *Dasyhelea obscura* sind von KEILIN eingehend untersucht worden (KEILIN 1921, 1927). So fand er in der Leibeshöhle *Monosporella unicuspidata*. Er gibt an (KEILIN 1927), daß dieser Pilz für die Larven pathogen wirkt. An Sporozoen fanden sich *Allanthocystis dasyhelei*, *Microsporidien*, *Helicosporidium parasiticum* und *Schizozystis legeri*, die ebenfalls für die Larven pathogen sind. Auch Nematoden, die wahrscheinlich zur Familie der *Mermithidae* (KEILIN 1921) gehören, fanden sich in der Leibeshöhle.

Neben den Parasiten sind auch Bakterien anzutreffen, die nach KEILIN (1921) als Symbionten aufzufassen sind. Mit diesen werden die Eier infiziert. In der Larve bilden sich dann Körper, die speziell den Aufenthaltsort der Bakterien darstellen. Diese liegen neben dem Darm. Nach BUCHNER (1930) ist die Ausbildung dieser Mycetome bei den einzelnen Species verschieden. Wahrscheinlich tritt diese Symbiose auch bei anderen Ceratopogonidae auf. Habe ich doch bei einigen

*Culicoides*-Larven ähnliche Säcke beobachten können; nur sind sie etwas länger und schmaler als die von STAMMER (vgl. BUCHNER 1930) bei *Dasyhelea* spec. beschriebenen.

Als Ectoparasiten sind die Saprolegniaceen anzuführen, die in den Körper hineinwuchern. Bei Puppen ist ein schwacher Bewuchs nicht schädlich, da sich auf dem Puppenkörper genügend organische Substanz in den Spitzen und Borsten ansammelt, die den Pilzen zuerst Nahrung genug gibt. Dringt aber der Pilz erst in das Innere vor, so geht der Organismus zugrunde. An *Forcipomyia* konnte ich auch Ascomyceten beobachten, die wahrscheinlich den *Laboulbeniales* zuzuordnen sind. An tierischen Ectoparasiten ist bisher nur eine Diapriide durch LONG (1902) bekannt geworden. Er fand an *Forcipomyia*-Puppen eine neue Art *Adeliopria longii*, die den Tod der Puppe verursachte.

Dagegen findet sich eine große Anzahl von Epiphyten und Epizoen. So konnte ich an Larven und Puppen eine ganze Reihe von Pilzen, Diatomeen und Algen beobachten, die sich an den verschiedensten Organen angesiedelt hatten. Bevorzugte Stellen sind die Körperborsten, die für einen gewissen Halt garantieren. An Epizoen wurden schon durch LABOULBÈNE (1866) Vorticellen an *Dasyhelea dufouri* beschrieben. Vorticellen konnte ich ebenfalls an *Dasyhelea* und *Apelma* nachweisen; sie bevorzugten anscheinend die Stirnpartie des Kopfes.

Zu den eigentlichen Feinden der Ceratopogonidae zählen alle räuberischen Wasserinsekten. So war ein Käfer versehentlich in eine Zuchtchale, in der eine Sammelzucht angesetzt war, geraten. Er benutzte die Gelegenheit und fraß ca. 10 *Bezzia*-Larven. Aber auch andere räuberische Dipterenlarven stellen ihnen nach. An einer Quelle konnte ich beobachten, wie einer Limnobiidenlarve, *Pedicia* sp., einige *Palpomyia*-Larven zum Opfer fielen. Ferner fand ich im Darm einer Tanypinen-Larve einen gut erhaltenen Kopf einer *Culicoides* sp. An Dipterenlarven, die den Intermediae im Baumfluß nachstellen, beobachtete KEILIN (1921) eine Anthomyide *Phaonia cincta* Zett. und die Dolichopodiden *Systemus adpropinquus* Loew und *S. scholtzei* Loew.

Aber auch unter den Hydrozoen finden sich einige, die eine Ceratopogon-Larve als Kost nicht verachten. So gibt SCHNEIDER (1926) eine anschauliche Schilderung der Nahrungsaufnahme einer *Protohydra leuckartii*, die eine *Dasyhelea* überwältigt hatte.

Zu den ausgesprochenen Feinden gehören aber zweifellos die Fische. Ich beschränke mich hier nur auf die wenigen Angaben, in denen die Larven als wesentlicher Bestandteil der Haupt- oder Nebennahrung nachgewiesen wurden. So gehört nach GENNERICH (1922) und WILLER

(1924) *Ceratopogon* zur bevorzugten Nahrung der Karpfen und Brachsen; KRINNER (1924) wies sie in Bodenrenken und vor allem in Saiblingen nach. Nach einem Bericht DAHLS (1914), der zugleich die enorme Widerstandsfähigkeit der Larven demonstriert, bilden sie die Hauptnahrung der Forellen, nach SCHRÄDER (1928) auch die der Bachforellenbrut.

## VI. Zusammenfassung.

1. Im ersten Teil „Morphologie“ wurde eine genaue morphologische Bearbeitung der Larven und Puppen vorgenommen. Als neues Merkmal wurde das Pharyngealskelett der Larven beschrieben. In der Puppenmorphologie wurde die Lage der Beborstung in einem Schema festgehalten. An neuen Metamorphosen wurden beschrieben: *Dasyhelea pallidiventris* Goetgh. n. sp., *D. modesta* Winn., *Culicoides circumscriptus* Kieff., *C. fascipennis* Staeg., *Stilobezzia* sp., *Bezzia annulipes* Mg., *Bezzia nobilis* Winn., *Probezzia rufithorax* Goetgh. n. sp.

2. Der zweite Teil gibt eine neue Gruppierung der *Ceratopogonidae*, die der Imaginalsystematik gerecht zu werden versucht. Hier wurde nachgewiesen, daß die alte systematische Gruppierung der Jugendstadien sich nicht mit der Imaginalsystematik in Einklang bringen läßt, also wohl auch nicht die genauen genetischen Zusammenhänge zur Darstellung bringt. Ihre Bedeutung für eine einfache Gruppierung der Metamorphosestadien bleibt jedoch bestehen.

Zudem wurde versucht, ein gemeingültiges Gruppenschema für Larven, Puppen und Imagines abzuleiten. Hier wurden sämtliche Genera in 5 Gruppen zusammengestellt: 1. *Forcipomyia*, 2. *Dasyhelea*, 3. *Culicoides*, 4. *Palpomyia*, 5. *Leptoconops*. Es folgen dann Bestimmungstabellen.

3. Im Kapitel „ökologische Verteilung“ wurde zuerst eine Aufzählung der einzelnen Biotope mit den in ihnen vorkommenden Species gegeben. Der Schluß bringt ein aus der Anzahl der vorhandenen Species gebildetes Verteilungsschema über die 3 Faunengebiete: Land-, Grenz- und Wasserfauna, aus dem ersichtlich ist, daß *Forcipomyia* nur auf die Land- und Grenzfauna und *Palpomyia* + *Bezzia* + *Probezzia* auf die Wasserfauna beschränkt sind. *Dasyhelea* und *Culicoides* sind über die Grenz- und Wasserfauna verbreitet.

4. Im Kapitel „Biologie“ wird ein kurzer Abriß über die verschiedenen Anpassungen an bestimmte Biotope gegeben. Es folgt dann ein Bericht über die Nahrungsaufnahme an Hand von Darmuntersuchungen. Am Schluß sind die Parasiten, Symbionten, Epöken und Feinde zusammengestellt.

## Literatur.

Bischoff, W., 1922: Arch. Naturg. 88A, p. 1-50. — Boldyrewa, 1930: Russ. Hydrob. Z. 9, p. 45-84. — Bouché, 1834: Naturgeschichte der Insekten. I. Liefer., p. 23-25. — Brehm, 1926: Senckenbergiana 8, p. 258-271. — Brues, 1928: Proc. Am. Acad. Arts Sci. 63, p. 139-228. — Buchner, 1930: Tier und Pflanze in Symbiose. II. Aufl. — Carter, 1919: Ann. Trop. Med. Parasit. 12, p. 289-302. — Carter, Ingram, Macfie, 1920/21: Ann. Trop. Med. Parasit., p. 14 bis 15. — Dahl, 1914: Allg. Fisch. Z. München 39, p. 120-121. — Dufour, 1845: Ann. Soc. Ent. France 2. s. 3, p. 215-233. — Dyar, 1902: Proc. Ent. Soc. Washington 5, p. 56-60. — Ekmann, 1915: Int. Rev. H. H. 7. — Feuerborn, 1923: Verh. J. V. L. 1, p. 181-213. — Frew, 1923: Ann. Appl. Biol. 10, p. 409-441. — Gelel,

1930: Arb. I Abt. Ung. Forsch.-Inst. Tihany, p. 265–271. — **Gennerich**, 1922: Z. Fisch. 21, p. 368–374. — **Gericke**, 1877: Verh. d. V. f. nat. Unterhalt. Hamburg 4, p. 1–7 (Sep.); 1880: Verh. d. V. f. nat. Unterhalt. Hamburg 6, p. 1–13 (Sep.); 1886: Wien. Ent. Z. 5, p. 164–165. — **Goetghebuer**, 1931: Bull. Ann. Soc. Ent. Belgique 71, p. 211–218; 1932: Bull. Ann. Soc. Ent. Belgique 72, p. 287–294. — **Goeze**, 1782: Des Herrn Baron Karl Degeer Abhandlungen zur Geschichte der Insekten. 6. — **Hamm**, 1919: Ent. Month. Mag. 55, p. 66–67. — **Harnisch**, 1922: Arch. Hydrob. 14, p. 89–96; 1932: Zool. Anz. 97, p. 187–197. — **Howard**, 1900: Proc. Washington Acad. Sc. 2, p. 558–559; 1901: Canad. Entom. 33, p. 42–44. — **Ingram-Macfie**, 1921: Ann. Trop. Med. Parasit. 15, p. 313–376; 1922: Ann. Trop. Med. Parasit. 16, p. 243–282. — **Johannsen**, 1927: Proc. Ent. Soc. Washington 29, p. 205–208; 1931: Arch. Hydrob. S. 9, p. 403 bis 448. — **Kellin**, 1918: Bull. Soc. Ent. France 5, p. 102–104; 1921: Ann. Mag. Nat. Hist. S. 98, p. 576–590; 1927: Parasit. 19, p. 368–374. — **Kieffer**, 1901: Alg. Zeit. Ent. 6, p. 216–219; 1919: Bull. Soc. Ent. France, p. 191–194. — **Kleiber**, 1911: Die Tierwelt des Moorgebiets von Jungholz im südlichen Schwarzwald. Inaug.-Dissertation Basel. — **Krinner**, 1924: Arch. Hydrob. 14, p. 97–115. — **Laboulbène**, 1866: Ann. Soc. Ent. France S. 4, 9 p. 157–166. — **Lang**, 1931: Lunds. Univ. Årsskr. A 2, 27. — **Leathers**, 1922: Bull. Bur. Fish. Washington 43 D. 915. — **Lenz**, 1931: Verh. J. V. L. 5, p. 232–260; 1933: Arch. Hydrob. S. XII; (1934): Lindner-Dipteren. Pal. Reg. — **Lipina**, N., 1929: Larven und Puppen der Chironomiden. Moskau (Russ.). — **Loew**, 1843: Stett. Ent. Z. 4, p. 27 ff. — **Long**, 1902: Biol. Bull. 3, p. 3–14. — **Lundbeck**, 1926: Arch. Hydrob. S. 7. — **Lutz**, 1912: Mem. Inst. Oswaldo Cruz 4, p. 1–33; 1914: Mem. Inst. Oswaldo Cruz 5, p. 81–99. — **Malloch**, 1914: B. Ill. Stat. Lab. Nat. Hist. 10, p. 213–243; 1915: B. Ill. Lab. Nat. Hist. 10, p. 274–543. — **Mayer**, 1933a: Arch. Hydrob. S. XII, p. 224–238; 1933b: Natursch. Schildow II; 1933c: Deut. Ent. Z., p. 56 bis 63; 1934: Arch. Hydrob. SB XIII, p. 166–202. — **Mik**, 1888: Wien. Ent. Z. 7, p. 183–192. — **Müller, G. W.**, 1905: Z. wiss. Zool. 83, p. 224–230. — **Packard**, 1871: Sill. Ann. Journ. Sc. Arts. 33, 1, p. 100–110. — **Painter**, 1926: Unit. Fruit. Comp. Med. Dipt. 15, p. 245–262. — **Perris**, 1847: Ann. Soc. Ent. France S. 2, 5, p. 555 bis 569; 1870: Ann. Soc. Ent. France S. 4, 10, p. 135–366. — **Pratt**, 1907: Agric. B. Ent. Bull. 64, p. 23–28. — **Riehl**, 1915: Arch. Hydrob. S. 2, p. 377–442. — **Saunders**, 1924: Parasit. 16, p. 164–213; 1925: Parasit. 17, p. 252–277. — **Schneider, G.**, 1926: Zool. Anz. 68, p. 314–319. — **Schröder**, 1928: Z. Fisch. 26, p. 37–47. — **Seligo**, 1931: 53. Ber. Westpr. Bot. Zool. Ver. 9, p. 1–33. — **Sernow**, 1929: Ver. J. V. L. 4, p. 555–563. — **Spandl**, 1925: Arch. Hydrob. 16. — **Spelser**, 1910: Zool. Jahrb. S. 12, p. 735–754. — **Stirnimann**, 1926: Int. Rev. H. H. 16, p. 231–271. — **Thienemann**, 1925: Die Binnengewässer Mitteleuropas. Binnengewässer I; 1926: Mitt. Geogr. Ges. u. Nat. Mus. Lübeck 2 R 31, p. 102–126; 1928: Arch. Hydrob. 19, p. 585–623; 1931: Nat. Mus. H. 1, p. 483–551. — **Valle**, 1927/28: Acta Zool. Fenn. 4 Helsingfors. — **Vinen, E. Hart.**, 1862: Journ. Proc. Linn. Soc. London 6, p. 1–3. — **Wasmann**, 1893: Wien. Ent. Z. 12, p. 277 bis 279. — **Wesenberg-Lund**, 1913: Insektlivet i ferske vande. Kjøbenhavn. — **Willer**, 1924: In Demoll-Maier: Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, p. 145–228. — **Wilson**, 1926: Trans. Ent. Soc. London 74, p. 243–254. — **Zavfel**, 1915/16: Z. f. wiss. Insbiol. 11, 12; 1917: A. Soc. Ent. Bohemiae 14, p. 1–5. — **v. Zilah**, 1930: Arb. I Abt. Ung. Forsch.-Inst. Tihany, p. 193–205; 1931: Arch. Hydrob. 23, p. 310–329.

# Sammelreferat.

## Über einige Grundlagen der Geschichte und des Bestandes der paläarktischen Fauna.

Von

Prof. A. Bartenef (Alma-ata).

Mit 3 Textabbildungen.

### 1.

Die Faunen der gegenwärtigen Festländer sind vom Ende der mesozoischen Periode an in einem gewissen Ruhezustande. Alles, was wir über die älteren Epochen wissen, verdanken wir der Paläontologie. Deshalb kann man die Geschichte der organischen Welt in 2 Teile gliedern: 1. In eine uralte, von der wir nur aus der Paläontologie und nicht aus der Biogeographie wissen (die paläozoische und fast die ganze mesozoische Periode) und 2. in eine neue, von welcher nicht nur die Paläontologie, sondern auch die Biogeographie spricht (das Ende der mesozoischen und die känozoische Periode). Eine allgemeine Zonenverteilung der Faunen und Floren der Erde, als absolutes und beständiges Gesetz, existiert nicht. Die gegenwärtige Zonenverteilung ist die Folge der Geschichte der letzten geologischen Epochen der Erde und der gegenwärtigen Klimaverteilung. Die Zonenverteilung ist am deutlichsten in der nördlichen Halbkugel ausgedrückt, infolge der allmählichen Abkühlung der Länder der gemäßigten und kalten Zone seit Ende der Tertiärperiode, welche ihren Höhepunkt in der Eisperiode erreichte. Wir leben in der nacheiszeitlichen Periode unter Eigentümlichkeiten, die ihre Wurzeln in der Eiszeit haben. Der Einfluß der Eiszeit erstreckte sich nicht nur auf die Faunen der Länder, die sich sofort mit Eis bedeckten, sondern auch noch auf einen breiten Streifen der benachbarten Länder. In den sich mit Eis bedeckenden Ländern fand eine fast vollständige Umschichtung der präglazialen Fauna und darauffolgende Migrationen der alten und neuen Arten nach fast leeren Plätzen statt. In den anliegenden Ländern war die Artenvernichtung bedeutend geringer und die Migrationen viel komplizierter. Die Artenbildung war indessen auch hier sehr stark.

Wir können die gegenwärtigen Faunen und Floren der Erde in 2 Teile teilen: 1. solche, die vom Einflusse der letzten Eisperiode betroffen wurden und an den Prozessen teilnahmen, die zur Entstehung des gegenwärtigen Europas führten (die Faunen der nördlichen Halbkugel außerhalb der Tropen), und 2. solche, die von allen diesen Vorgängen nicht berührt wurden (die Faunen der südlichen Halbkugel und der Tropen).



Wir teilen (BARTENEF, 1932b) die Faunen der Erde in 3 Gruppen: 1. In ihrem Aufbau schon fertige Faunen, die in ihrer Geschichte die letzten starken Umwälzungen nicht später als in der mesozoischen Periode durchgemacht haben; hierher gehören die Faunen, die von den Einflüssen der Eiszeit frei waren (die Faunen der südlichen Halbkugel und der Tropen, sekundäre Gaea nach BIANCHI, 1918); 2. klastische Faunen, die an den Arealen der unlängst vereisten Länder angrenzen; der Einfluß der Eiszeit war hier nur ein indirekter und führte zum teilweisen Aussterben, aber besonders zu komplizierten Migrationen; hier überlebte ein Teil von präglazialen Arten, und die letzteren existieren bis heute als Relikte oder Autochthone; die Migrationen gaben einen Anstoß zu neuen Artbildungen und führten aus den benachbarten Ländern neue Einwanderer (Immigranten) herbei; für die klastischen Faunen ist eine Zwiespältigkeit charakteristisch: a) präglaziale Autochthone und b) neue Immigranten; 3. Faunen, die sich jetzt noch aufbauen, die auf Arealen leben, die in der Eiszeit sofort vom Eis bedeckt wurden; die präglazialen Arten starben hier fast ganz aus; die vom zurücktretenden Eise befreiten Plätze wurden von neuen Immigranten und vom am Platze veränderten Arten (die sich hier den neuen nördlichen Verhältnissen angepaßt haben) eingenommen; solche Faunen bestehen fast ausschließlich aus jungen Arten.

Das Schema auf der Seite 291 illustriert die zoogeographische Einteilung der Erde. Als Grundlage ist hier die Einteilung BIANCHIS (1905, 1918) genommen; aber die Paläarktik teilen wir in 3 Untergebiete und nicht in 2 Reiche (subtropische und borearktische), wie es bei BIANCHI ist. Die Einteilung der anderen Teile der Erde übernehmen wir kritiklos von BIANCHI.

## 2.

BIANCHI teilte die Holarktik in ein boreartisches und ein subtropisches Reich. Diese teilte er wieder in einen paläarktischen und einen nearktischen Teil. Auf diese Weise figuriert bei ihm, statt einer Paläarktik und einer Nearktik, eine Holarktik; die Paläarktik und die Nearktik verschwinden in seinem Schema gänzlich. BIANCHI zog nicht in Rechnung: a) Die Verschiedenheit in dem Ähnlichkeitsgrad zwischen 1. den borearktischen Teilen der Paläarktik und Nearktik einerseits und 2. ihren subtropischen Teilen andererseits; b) die Verschiedenheit des Bestandes, der Geschichte und des Alters der Fauna der verschiedenen Teile des subtropischen Reichs (nach BIANCHI). BIANCHI dachte, daß die subtropische Fauna der Holarktik überall gleichartig pliozänen Alters ist.

Der Grad der Ähnlichkeit der borearktischen Teile der Paläarktik und Nearktik ist bekanntlich bedeutend größer als die Gleichartigkeit ihrer subtropischen Teile. Die subtropischen Teile von Eurasien und N.-Amerika haben nur wenige gemeinsame Gattungen und fast gar keine gemeinsamen Arten; in den borearktischen Teilen aber gibt es mehr gemeinsame Gattungen, es erscheinen vikariierende und allgemein verbreitete Arten. Die subtropischen Faunen von Eurasien und N.-Amerika, wenn sie auch eine gemeinsame Entstehung hatten, so gingen sie doch bedeutend früher auseinander als die borearktischen, und in der Jetztzeit sind es, ihrem augenscheinlichen Bestande nach, zweifellos zwei verschiedenartige, wenn auch dem Alter nach analoge Faunen. Hier kann man besser von parallelen Veränderungen zweier, aus gemeinsamer Urquelle hervorgegangener Faunen reden, aber nicht mehr. Im Gegenteil haben die borearktischen Faunen der Holarktik

Schema (siehe S. 290).

Zoogeographische Einteilung des Festlandes.

Unsere Einteilung	BIANCHI Einteilung in Gaeae (mit unseren Veränderungen)	Reiche nach BIANCHI (1918) (in Teilen, die die nördliche Halbkugel betreffen, vor uns verändert)		Faunenalter nach BIANCHI (1918) (auf der nördlichen Halbkugel von uns verändert)
Die in ihrem Aufbau fertigen Faunen	Sekundäres Festland (Gaea)	Alte Welt		Neue Welt
		{ Antarktisches Reich Neuseeländisches Reich Australisches Reich Madagassisches Reich	Antarktisches Reich	Neotropisches Reich
			{ Indomalaiisches Reich Äthiopisches Reich Südliches Unter- gebiet der Paläarktik	
Tertiäres Festland (Gaea)	{ Mittleres Unter- gebiet der Paläarktik Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		Spätes Pliozän (BIANCHI 1905, S. 5 bis 10)
			Quartäres Festland (Gaea)	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)
Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter- gebiet der Paläarktik (Borearktisches Reich nach BIANCHI)	Nördliches Unter- gebiet der Neartik		
			Die klastischen Faunen Die sich aufbauenden Faunen	{ Nördliches Unter-

bis jetzt so viel Gemeinsames, daß sie zweifellos den Charakter einer gemeinsamen Fauna tragen, die erst unlängst (im geologischen Sinne) sich teilten; übrigens ist jede durch ihre eigenen Immigranten vom Süden her stark vervielfältigt. So ist es am richtigsten folgendermaßen: a) Die subtropischen Teile von Eurasien und N.-Amerika nicht in eine gemeinsame zoogeographische Einheit zusammenzufassen, aber b) die borearktische zusammenzufassen. Im Süden erlangten Paläarktik und Neartik in der Tat ihre Selbständigkeit; hier hatte die Holarktik schon vermocht, sich in eine Paläarktik und eine Neartik zu verwandeln. Das borearktische Reich BIANCHIS ist indessen in seinem Verwandlungsprozesse noch nicht aus dem Stadium der Holarktik herausgekommen und wird erst in der Zukunft sich in eine selbständige Paläarktik und Neartik teilen. Deshalb bleibt unsere alte Formel (BARTENEV 1914) „es war eine Holarktik, es wird eine Palä-

arktisch sein“ auch jetzt in Kraft, doch muß sie genauer formuliert und differenziert werden, was wir hiermit auch getan haben. Wir teilen das paläarktische Gebiet in drei Untergebiete, ein nördliches, ein mittleres und ein südliches, die über die ganze Länge der Paläarkt (außerhalb des südlichen Untergebiets) von Osten nach Westen hinweggehen. Eine solche Einteilung entspricht gerade den gegenwärtigen zoogeographischen Verhältnissen, aber einige dieser Untergebiete haben sich in jüngster Zeit aus den Bestandteilen verschiedenen Ursprungs und verschiedener Geschichte formiert.

### 3.

Der Grad unserer Erkenntnis der Fauna der Paläarkt verschlechtert sich von Norden nach Süden. Die Fauna des südlichen Untergebietes der Paläarkt (N.-Afrika, Vorderasien, Südeuropa) steht ihrer Geschichte, dem Bau, dem Habitus und der Biologie nach den außerpaläarktischen Tropen bedeutend näher, ist mit ihnen viel enger verbunden als mit dem Norden. Deshalb hat man zur Kenntnis dieses Untergebietes vor allem eine bedeutend nähere Bekanntschaft mit der tropischen Fauna und ihrem Leben nötig, und das ist bekanntlich der wunde Punkt der Zoogeographie.

Das südliche Untergebiet der Paläarkt beschränkt sich nur auf den westlichen Teil der letzteren und erstreckt sich nicht östlicher als bis Persien; seine Fauna hat ihrer Entstehung nach mit dem äthiopischen Gebiet einen Zusammenhang. Das afrikanische Massiv stellt in seiner Hauptmasse einen der alten Kontinentalsockel dar, aber gerade seine nördlichen paläarktischen Teile sind um vieles jünger, denn sie erhoben sich erst im Anfang der Tertiärepoche endgültig aus dem Meere. Ägypten und die angrenzenden Länder von Vorderasien sind etwas jünger als N.-Afrika. Außer N.-Afrika gehören zum südlichen Untergebiet die südlichen Teile der Südhafinseln Europas. Von ihnen standen die Pyrenäische und die Apenninische Halbinsel anfangs mit N.-Afrika und nicht mit Europa im Zusammenhang. GADOW und KOBELT teilten ihrerseits die Pyrenäische Halbinsel in zwei Provinzen, eine nördliche und eine südliche (nach SCHARFF 1918, S. 93). KOBELT trennt seine der andalusischen entsprechende Provinz völlig von Europa (SCHARFF 1918, S. 94). SCHARFF (1918, S. 106) glaubt, daß die nordafrikanische Fauna wahrscheinlich in dem Miozän nach Südspanien vorgedrungen ist. Endlich gehören noch zum südlichen Untergebiet der Süden von Arabien und Südpersien, d. h. die Länder, die wie Afrika südlich des alten Ozeans Thetis gelegen waren. Klein-Asien gehört zur Übergangszone vom mittleren zum südlichen Untergebiet. Tripolis und Barka teilen das südliche Untergebiet in einen älteren westlichen Bezirk von Algier und einen jüngeren, vorderasiatischen. So existieren die Länder des südlichen Untergebietes der Paläarkt 1. schon seit der ersten Hälfte der Tertiärperiode, d. h. seit der Zeit, als Europa noch nicht gebildet war, 2. waren sie ursprünglich vom zukünftigen Europa durch Teile des alten Ozeans Thetis getrennt, d. h. sie lagen auf dem südlichen Ufer des letzteren, 3. bildeten sie in ihrer großen Masse einen Teil des afrikanischen Festlandes und 4. mußten sie natürlich von dort ihre ursprüngliche Fauna erhalten.

Die Wirkung der Eiszeit auf die Fauna des südlichen Untergebietes war verhältnismäßig nur schwach infolge der großen Entfernung desselben und auch, weil es vom Norden erstens durch den Ozean und zweitens die Gebirgssysteme abgetrennt war. Man muß voraussetzen, daß im allgemeinen die Migrationen

vom Norden her in den Epochen der Vergletscherung nicht weiter nach Süden gingen als bis zur Nordgrenze des südlichen Untergebietes. Übrigens konnten einige Arten des mittleren Untergebietes in den Vereisungsperioden nach dem südlichen ausgewandert sein; aber zweifellos verstärkte sich in den Interglazial-epochen die Bewegung der tropischen Arten nach Norden. Alle diese Migrationen führten keineswegs zur Verminderung der Artenzahl im südlichen Untergebiet, sondern trugen eher zu ihrer Vermehrung (Auswanderung in das südliche Untergebiet einiger Arten vom Norden) bei, d. h. sie hatten eher einen positiven als negativen Einfluß auf die Fauna des südlichen Untergebietes.

Als Resultat ergibt es sich, daß das südliche Untergebiet ein Areal einnimmt, das einen in der Bildung schon beendeten Typ hat, und eine Fauna voreiszeitlichen Alters und hauptsächlich afrikanischen (teilweise auch südasiatischen) Ursprungs besitzt; in ihrer Grundlage ist diese Fauna autochthon, einfach und gleichförmig (BARTENEV 1932b). Ihrer Herkunft nach gehört diese Fauna zum Südufer des alten Ozeans Thetis, d. h. sie ist tropischen Typs und hat keine bedeutenden (verderblichen) Einflüsse der Glazialepoche erlitten. Ihrem Ursprung nach ist sie eine äthiopische Fauna und nicht eine paläarktische.

Die vollständige Verbindung der Halbinseln Südeuropas mit diesem Festlande und der in den inter- und postglazialen Epochen anfangende Zug der Tiere nach dem Norden, dies alles führte das südliche Untergebiet zur Annäherung an die Paläarktik. Zu gleicher Zeit war die fortdauernde Existenz der Sahara der Verbindung unseres Untergebietes mit den Tropen hinderlich, und im Resultat veränderte sich das Untergebiet mit einer dem Ursprung nach äthiopischen Fauna in einen Teil der Paläarktik. Man kann sagen, daß das südliche Untergebiet ein äthiopisches war und ein paläarktisches wurde (analog der Geschichte der Holarktik und Paläarktik; siehe oben).

Das südliche Untergebiet ist eine der Lage nach südwestliche Zugabe, ein Anhängsel der Paläarktik. Im Südosten derselben existiert eine analog gelegene selbständige indo-malaiische Fauna; doch gab es dort keine entsprechende Veranlassung für die Verschiebung der Elemente dieser Fauna nach Norden. Dort war kein Einfluß der Eiszeit wirksam. Die Eisperiode hat jedenfalls in der Paläarktik ein südliches Untergebiet geschaffen, wobei sie faktisch dies Untergebiet nicht berührte, wohl aber auch dort den Zug von Süden nach Norden bei der Fauna hervorrief. Das Unsymmetrische der Einflüsse der Eisperiode hat eine unsymmetrische Bildung eines Anhängsels der Paläarktik, in der Art eines fremden (dem Ursprunge nach), jetzt aber mit der Paläarktik vereinigten südlichen Untergebietes geschaffen. In der Fauna dieses letzteren sind die alten voreiszeitlichen Autochthone charakteristisch und nicht die neuen Immigranten. Dies Untergebiet ist in der Fauna der meisten Tiergruppen gut ausgeprägt.

Die Paläarktik kann man also in 2 Hälften einteilen (aber nicht nach BIANCHI): 1. Die südliche Hälfte, die den nördlichen Migrationen und verderblichen Einflüssen der Eiszeit nicht unterworfen war — das südliche Untergebiet, und 2. die nördliche Hälfte, die solchen Einflüssen unterworfen war — das mittlere und nördliche Untergebiet.

#### 4.

Wir halten den größten Teil des subtropischen Reichs von BIANCHI in den Grenzen der Paläarktik für ein besonderes mittleres Untergebiet. Im Laufe der

Zeit haben sich seine Grenzen stellenweise verwischt und gehen so allmählich ineinander über, daß man sie jetzt nur ungefähr bestimmen kann. Die südliche Grenze des mittleren Untergebietes durchschneidet ungefähr die Mitte der Pyrenäischen Halbinsel, Italiens und der Balkanhalbinsel, geht dann nach Klein-Asien (und Nord-Arabien) und weiter durch das südliche Persien und neigt sich im Osten allmählich dem Indischen Ozean zu. Sie verwischt sich allmählich nach Vorder-Asien hin. So stellt das ganze Kleinasien (sogar Transkaukasien), wahrscheinlich auch das nördliche Arabien und der größte Teil von Persien einen sehr breiten Übergangstreifen vom südlichen zum mittleren Untergebiet dar. Hier sind diese Untergebiete sogar schmaler als die Übergangszone zwischen ihnen. Im Osten, in Zentral- und Ost-Asien stellt das mittlere Untergebiet die südliche Grenze der Paläarktik dar; hier ist die Grenze schärfer als in Vorderasien. Auch in Europa ist sie schärfer als in Vorderasien.

Die Nordgrenze des mittleren Untergebietes in West-Europa geht sehr allmählich über und nimmt einen breiten Streifen vom südlichen Frankreich bis Belgien und Holland ein, führt weiter vom Süden Ungarns bis zum nördlichen Deutschland, verbreitet sich aber im europäischen Rußland noch mehr und umfaßt hier eine breite Zone von Moskau bis zu den südrussischen Steppen. Und so übertrifft hier die Übergangszone sogar die Breite des mittleren Untergebietes selbst (die von den südrussischen Steppen bis zum mittleren Teil Nordkaukasiens reicht). Weiter nach Osten führt die nördliche Grenze zwischen dem südlichen Sibirien und Turkestan entlang, d. h. der Grenzstreifen verengert sich hier und erstreckt sich dann weiter zwischen Ost-Sibirien und Mandschurei und zwischen dem südlichen und nördlichen Ussuri-Gebiet. So ist die Übergangszone breit in Westeuropa, erweitert sich noch mehr in Osteuropa und verengert sich dann in Asien (siehe Abbildung 1).

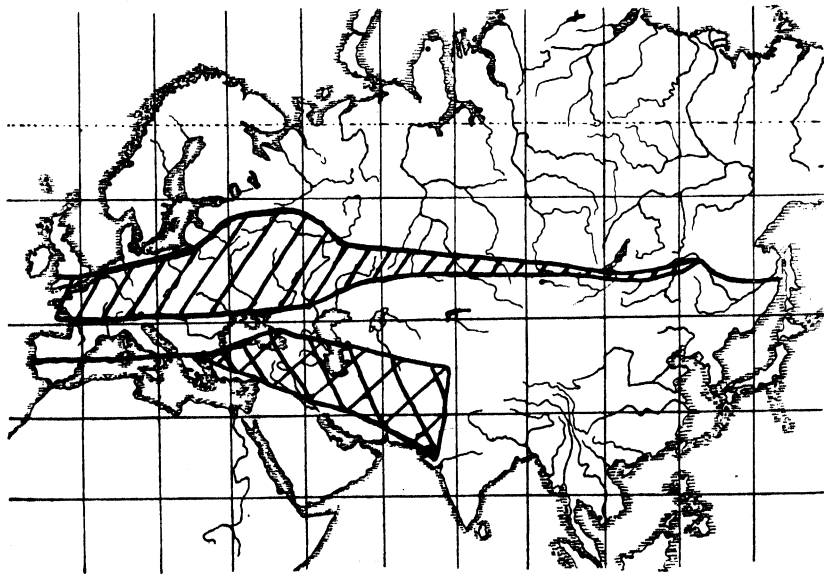


Abb. 1. Die Übergangszone der Paläarktik: /// Zone zwischen dem nördlichen und mittleren Untergebiete. XXXX Zone zwischen dem mittleren und stüd. Untergebiete.

Solche Verhältnisse sind die Folge 1. der Eisperiode und 2. der gegenwärtigen physisch-geographischen und klimatischen Bedingungen, wobei diese beiden Momente wie Antagonisten wirken. So rief die Eisperiode (in den Interglazial-epochen) bei den südlichen Arten einen allgemeinen Zug nach Norden hervor und hinterließ einen beträchtlichen Teil nördlicher Arten recht weit im Süden; auf diese Weise trug sie zur gegenwärtigen Mischung der Arten bei, d. h. zur Verengung des mittleren Untergebietes und zur Erweiterung der Übergangszone. Dagegen wirkte und wirkt noch bis jetzt die Richtung der Hauptgebirgssysteme und der Meeresufer längs den geographischen Breitengraden als ein teilender, hindernder Faktor auf die Vermischung der Fauna. Die beträchtliche Breite des mittleren Untergebietes und die Schmalheit der Übergangszone nach dem nördlichen Untergebiet in Asien erklärt sich: 1. Durch den dort nur geringen Einfluß der Eiszeit und 2. durch die längs der Breitengrade sich erstreckenden und schwer zugänglichen Bergsysteme. In Europa ist es umgekehrt: 1. Der Einfluß der Eisperiode war stark und 2. die Scheidung durch die Gebirgsketten ist schwächer als in Asien. In Europa wird das mittlere Untergebiet bedeutend schmaler als die Übergangszone nach dem nördlichen Untergebiet. Aber die südliche Grenze des mittleren Untergebietes ist in Asien bedeutend breiter als in Europa. Das erklärt sich offenbar dadurch, daß die Breite der Übergangszone vom südlichen nach dem mittleren Untergebiet wahrscheinlich die Funktion des Fortbewegungsgrades der südlichen Arten nach Norden ist. Diese Arten aber sind hauptsächlich xerophile und bewegen sich deshalb ganz besonders stark in Vorderasien nach Norden fort, aber nicht in Westeuropa.

## 5.

In der östlichen Hälfte nimmt das mittlere Untergebiet einen Teil des alten sibirisch-chinesischen Kontinentalschildes ein, aber im Westen sind es junge Areale tertiären und quartären Alters. Nicht weit vom westlichen Teil des Untergebietes liegen zwei (einer näher, der andere weiter) Kontinentalschilde: 1. Der Baltische Schild im Nordwesten und 2. der Äthiopische im Südwesten. Im Westen stand der Baltische Schild mit N.-Amerika länger im Zusammenhang als der äthiopische. In der mesozoischen Periode befand sich zwischen dem Baltischen und dem Äthiopischen Schild der alte Ozean Thetis, der damals das Gebiet des ganzen westlichen Teils des jetzigen mittleren Untergebietes einnahm. Im Osten erstreckte sich der Ozean Thetis wahrscheinlich bis zu den östlichen Grenzen Turkestans, im Südosten aber vereinigte er sich mit dem Indischen Ozean. Die ersten großen Inseln dieses Ozeans erschienen wahrscheinlich im Eozän; der Anfang des zukünftigen Alpensystems war „die im Halbkreise sich erstreckende Insel mitten im ausgebreiteten Ozean“. BORISSJAK schreibt (1922, S. 360-361), daß „auf dieser Ausdehnung die Anlage zweier großer Inseln entstanden, eine westliche — auf der Stelle des westlichen Teils des jetzigen Mittelmeeres, und eine östliche — im Zentrum der Balkanhalbinsel“. Es ist augenscheinlich, daß diese ersten Inseln ihre erste Fauna nicht aus Afrika erhalten konnten, welches von ihnen durch die Hauptmasse der Thetis getrennt war (offenbar lagen die Inseln dem Nordufer des Ozeans näher). Also kommt als erste mögliche Wiege dieser Fauna entweder der Baltische oder der Sibirisch-Chinesische Kontinent in Betracht. Wir schrieben schon 1911, daß die allerälteste Migration der Tiere nach dem Kaukasus eine westliche war (BARTENEFF, 1911). Jetzt bekräftigen wir es

nochmals. Die ältesten Relikte des Kaukasus weisen auf irgendeinen Zusammenhang mit N.-Amerika hin (*Prometheomys shaposhnikovi*, die Wisente, die Skorpione, *Colchas nordmanni*) (BIALYNICKY-BIRULA, 1917, S. 170). Wenn der Kaukasus die ursprüngliche Fauna aus dem Westen erhielt, so bedeutet dies, daß noch mehr nach Westen gelegene Länder des mittleren Untergebietes ihre ursprüngliche Fauna vollends aus dem Westen und nicht aus dem Osten erhalten haben müssen (denn diese Länder sind vom Osten, von Asien, noch weiter entfernt als der Kaukasus). So muß man voraussetzen, daß der erste Zusammenhang der Inseln des Ozeans Thetis gerade der mit dem Baltischen Schild war. Dieser stand damals oder etwas früher mit N.-Amerika in Verbindung (BORISSJAK, 1922, S. 11–12).

Nachdem die Alpeninseln erschienen waren und ihre erste Fauna von Nordwesten erhalten hatten, verlängerten sie sich offenbar allmählich nach Osten. Nach SCHARFF (1918, S. 132) geschah dies schon im Miozän. Augenscheinlich traten die Alpen dabei mit dem Balkan-Ägäischen Festlande in Zusammenhang und durch das letztere auch mit Vorderasien. So hat augenscheinlich der sich in der Thetis bildende Streifen des Alpen- und ägäischen Festlandes den Ozean in einen schmäleren nördlichen und in einen breiteren südlichen Teil geteilt. Der nördliche Teil des Ozeans (nördlich der Alpen und auf den südrussischen Steppen) fing allmählich an, sich zu verengern und verwandelte sich endlich in eine Reihe isolierter, weder mit dem Ozean noch untereinander zusammenhängender Bassins (das Sarmatische, das Wiener u. a.). Unser Festlandstreifen zog sich nach Osten hin und vereinigte sich mit Klein-Asien und dem Kaukasus und endlich, durch Turkestan, mit Zentral-Asien. Erst danach erhielt die östliche asiatische Fauna die Möglichkeit, längs des entstandenen mittleren Untergebietes sich nach Westen auszubreiten. Die Fauna des westlichen Teils des mittleren Untergebietes komplizierte sich noch durch die im Gebiet des Ägäischen Festlandes stattfindenden Migrationen aus Afrika (Miozän — Pliozän) (MENZBIER, 1914, S. 117, 118).

Die Autochthone des mittleren Untergebietes der westlichen Paläarktisk hatten drei Quellen: 1. Die älteste — den Baltisch-Amerikanischen Schild, 2. und 3. die jüngere — Afrika und Zentral- und Ost-Asien. Die lusitanischen Arten (SCHARFF, 1918) gehören in ihrer Hauptmasse zum mittleren Untergebiet und stellen Relikte des Baltisch-Amerikanischen Schildes dar. Es werden sich dort auch Elemente aus anderen Quellen erweisen.

Die Fauna des östlichen Teils des mittleren Untergebietes hat einen ganz anderen Ursprung und ihre Geschichte ist viel einfacher. Das zentrale Asien stellt einen Teil des alten Sibirisch-Chinesischen Schildes dar, von wo aus offenbar seine erste Fauna herrührte. „Die Hypothese von den großen Transgressionen des Meeres Thetis, das die Inseln der paläozoischen Epoche umspült hat . . . , muß ein für allemal für Asien fallen gelassen werden. Von der Zeit an, als das Meer zuerst sich zu geringeren Dimensionen verengerte und darauf völlig von der Oberfläche Asiens verschwand (Eozän), stellt Zentral-Asien ein Festland dar, auf welchem die Entfaltung der Fauna unter ganz anderen Bedingungen vor sich ging, als man früher dachte“ (MENZBIER, 1914, S. 111). Die zentralasiatischen Wüsten existieren wahrscheinlich seit dem Eozän (MENZBIER, 1914, S. 112). Ungefähr im Miozän trat die europäische Fauna des mittleren Untergebietes über Turkestan mit Zentral-Asien in Zusammenhang. Ost-Asien (Nord-China, Mandschurei, das Süd-Ussuri-Gebiet) stellt das alte Festland mit relikitärer tertiärer Fauna dar. So sind die Autochthone des asiatischen Teils des mittleren Unter-

gebietes anderen und älteren Ursprungs als die europäischen (eozänen-miozänen Alters in Zentral-Asien und [eozänen]-pliozänen Alters in Europa). Außerdem gibt es dort ein miozän-pliozänes afrikanisches Element, welches dorthin über das Ägäische Festland kam. Ein großer Teil der Autochthone kam von den nördlichen Ufern des Ozeans Thetis, nämlich von dem Baltischen und dem Sibirisch-Chinesischen Schild; nur das afrikanische Element ist südlicher Herkunft. In dieser Hinsicht unterscheidet sich die Fauna des mittleren Untergebietes prinzipiell von der südlichen, wo die Autochthone vom südlichen Ufer des Ozeans Thetis stammen. Die Grundlinien der alten Vermischungen der Autochthone verschiedener Herkunft wurzelten in den west-östlichen und ost-westlichen Migrationen längs des Untergebietes; dabei fingen die ersteren früher an als die letzteren. Die gegenwärtige Hauptgrenze zwischen der östlichen und westlichen Hälfte des Untergebietes ist der breite Streifen zwischen a) der Wasserscheide der Flüsse Wolga und Don und Zentral-Kaukasien und b) dem Osten von Turkestan.

Bis zur Entstehung der Bergzone war die Fauna nördlich und südlich von ihr einförmiger als jetzt. Noch heute kann man an den nördlichen Anhängen der kaukasischen Hauptgebirgskette eine ganze Reihe relikitärer transkaukasischer (südlicher) Arten „an die Berge angedrückt“ finden, offenbar Denkmäler einer Epoche, in welcher der Gebirgsgrat niedriger war und als zoogeographische Grenze nicht in Betracht kommen konnte. Diese Erscheinung hat schon vor langem SATUNIN bemerkt (SCHARFF, 1918, S. 160) und unlängst haben auch wir sie bei den Odonatenarten *Sympetrum striolatum*, *Orthetrum anceps* (BARTENEFF, 1930) und *Platynemis insularis* (BARTENEFF, 1930a, 1933b) wahrgenommen. Siehe auch meine Arbeiten (BARTENEFF, 1932b, 1935a, 1935b).

## 6.

Das mittlere Untergebiet ist gerade dadurch charakteristisch, daß es auf dem größten Teil seines Areals unlängst (im geologischen Sinne) Umwandlungen durchlebt hat. Das sind: 1. Veränderungen in der Gestaltung des Festlandes und des Meeres, 2. die Einflüsse der Eisperiode und 3. die Einflüsse des Austrocknungsprozesses von Zentral-Asien. Diese Erscheinungen mußten in der Fauna eine dreifache Veränderung hervorrufen: 1. Das Aussterben der alten Arten, 2. das Erscheinen neuer Immigranten und 3. die Verwandlungen der Arten am Orte. Im asiatischen und europäischen Teil des Untergebietes verliefen diese Prozesse zu verschiedenen Zeiten und in verschiedener Art.

Die Veränderung des Festlandes und der Meere hatte im Untergebiet nur lokale Bedeutung und berührte hauptsächlich seinen europäischen Teil. Von den lokalen Veränderungen ist die wichtigste die Zerstörung des Ägäischen Festlandes. Es kamen die Verbindungen mit dem südlichen Untergebiet allmählich zustande. Die Entstehung der Verbindungen mit dem nördlichen Untergebiet geschah zur Eiszeit, wobei scheinbar in den Interglazialperioden „die Oberfläche des Meeres bedeutend sank und die Ufer, im Gegenteil, sich hoben, weswegen weit verbreitete kontinentale Verbindungen entstanden. Umgekehrt fanden in den kalten, feuchten Phasen des Vorrückens der Gletscher Senkungen des Festlandes und Transgressionen des Meeres statt“ (PUSANOV, 1927, S. 264). Auf diese Weise wurden in den interglazialen Epochen die Wege für die Migrationen von Süden nach Norden frei, aber in den Vereisungsepochen wurde der Rückzug der Arten nach Süden erschwert. Im Zusammenhang damit drangen die südlichen Formen weiter nach



Norden vor als die nördlichen nach Süden (sie drangen nicht in das südliche Untergebiet ein). Jedoch ist der Prozentsatz der Arten, die einigen Untergebieten der Paläarktik gemeinsam sind, nicht groß (BARTENEFF 1935 a, b). Die Vermischung der Fauna führte in Europa zur Bildung breiter Übergangszonen zwischen den Untergebieten, jedoch haben diese Untergebiete bis jetzt nur wenig Beimischungen von benachbarten Arten. Hier besteht die Tendenz zur Vergrößerung 1. des Prozentsatzes derjenigen Arten, die einigen Untergebieten gemeinsam sind und 2. des Umfanges der Areale mit gemischter Fauna, d. h. zur Verbreiterung der Übergangszonen und zur Verengerung der selbständigen Untergebiete. Schließlich wird es mit der völligen Liquidation dieser letzteren in Europa enden und statt ihrer wird es nur breite Übergangszonen geben. Dann werden in Europa nur folgende Zonen sein: 1. Südliches Untergebiet, 2. Übergangszone zum mittleren Untergebiet, 3. Übergangszone vom mittleren zum nördlichen Untergebiet und 4. nördliches Untergebiet. In Asien ist die Selbständigkeit der paläarktischen Untergebiete eine größere, und da liegt für die nächste Zukunft kein Grund vor, zu erwarten, daß die Untergebiete durch die Übergangszonen ersetzt werden. So kann eine Periode eintreten, in der die zoogeographischen Zonen der Paläarktik in Europa denjenigen Asiens nicht entsprechen werden (Abbildung 2).

Gegenwärtig haben die Autochthone (Relikte) im europäischen Teil des mittleren Untergebietes den Charakter lokaler Arten, welche besonders auf denjenigen Stellen sich vorfinden, wo diese Arten die Eisperiode leichter überleben konnten (die Inseln MENZBIERS 1882 u. a.). Für solche Arten ist eine sehr unregelmäßige zickzackförmige Grenze des Areals charakteristisch.

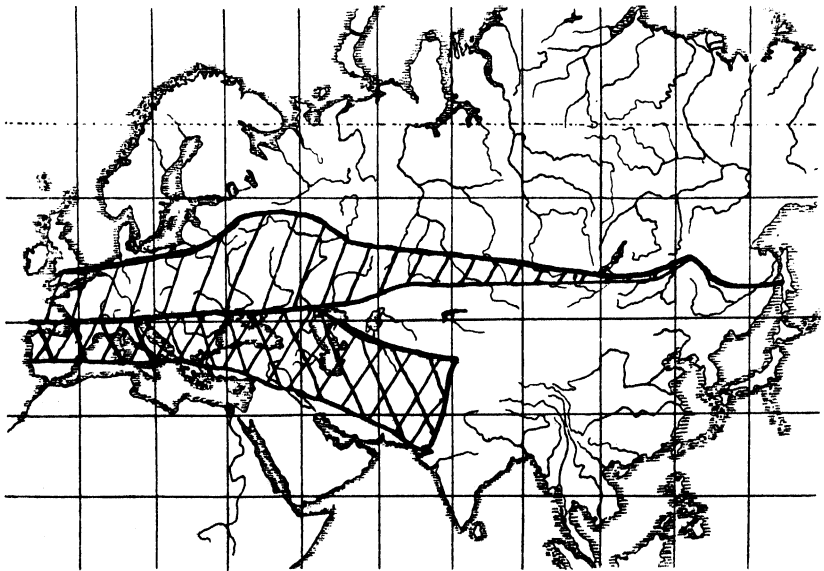


Abb. 2. Die zoogeographischen Untergebiete in der Zukunft. //// Übergangszone zwischen dem gegenwärtigen mittleren Untergebiet und dem nördl. Untergebiet. XXXX Übergangszone zwischen dem gegenwärtigen mittleren Untergebiet und dem südl. Untergebiet.

Die Verarmung der Fauna Zentral-Asiens ging auf ganz anderem Wege vor sich als in Europa. In Asien begegnen wir dem grandiosen Prozesse des Austrocknens (MENZBIER 1914, S. 112). MENZBIER bezieht diese Vorgänge auf das Eozän. Die Wüstenbildung mußte 1. zu neuen Anpassungen einzelner alter Gruppen und Arten von Tieren auf den alten Plätzen führen; doch mußte dabei 2. ein Teil der Arten sich stark verändern und 3. der andere Teil ganz aussterben; 4. zu Emigrationen in andere Länder führen, was aber durch die sich schon bildenden, an Zentral-Asien angrenzenden Gebirgsketten verhindert wurde und was wiederum ein teilweises Aussterben der Arten herbeiführen mußte. Als Resultat stellt die gegenwärtige Fauna von Zentral-Asien zerstreute tertiäre Relikte dar, die alle diese ungünstigen Momente überlebt haben. Besonders gut haben sich diese Relikte in der Grenzzone von Zentral-Asien erhalten, wo die Bedingungen auch jetzt noch weniger ungünstig sind. Später fanden keine großen Immigrationen nach Zentral-Asien statt, da dafür keine passenden Bedingungen vorhanden waren (Isolierung Zentral-Asiens durch Gebirgsketten, Abwesenheit benachbarter, ebenso wüster Länder, außer Turkestan, usw.). Auf diese Weise ist Zentral-Asien durch seine nach den tertiären Umwandlungen klastische Fauna von Autochthonen charakterisiert, aber nicht durch die neuen Immigranten.

Im europäischen Teil des mittleren Untergebietes war die Hauptursache des Aussterbens und der Verarmung der Fauna der Einfluß der Eisperiode. Das Eis reichte nur teilweise bis in das mittlere Untergebiet. Aber der Einfluß der Eiszeit machte sich dennoch in diesem letzteren bemerkbar. In den Vergletscherungsperioden begannen Emigranten aus dem Norden einzudringen, die vor den anrückenden Gletschern sich zurückzogen und es fanden in den interglazialen Epochen Migrationen aus dem Süden statt. Die Fauna des mittleren Untergebietes geriet dabei in Europa wie in eine Klemme, sie wurde abwechselnd bedrängt, bald aus dem Norden, bald aus dem Süden. Daraufhin blieb den Arten des mittleren Untergebietes nichts anderes übrig, als sich 1. entweder am Platze mit den Immigranten zu assimilieren, indem sie jene assimilierten oder von ihnen assimiliert wurden, oder 2. bei diesen Versuchen zur Assimilation andere zu vernichten, oder selbst zu einem großen Prozentsatz unterzugehen, oder endlich 3. von diesen Migrationen ergriffen zu werden und selbst aus dem mittleren Untergebiet auszusiedeln, bald nach Norden, bald nach Süden. Die wenigen diese Periode überlebenden Arten wurden ihrer Verbreitung nach zu lokalen Relikten. Unter ihnen sind charakteristisch: 1. Arten, die vom Atlantischen bis zum Großen Ozean verbreitet, und in Asien ganz gewöhnlich sind, in Europa aber seltener und lokal vorkommen; 2. Arten, die ebenso weit verbreitet sind, aber überall lokal, außer einigen genau bestimmten und an Relikten besonders reichen Punkten, wie z. B. dem Ussuri-Gebiet, Kachetinien, dem Schwarzmeerufer des Kaukasus, dem Delta der Donau usw.; 3. Arten mit unterbrochener Verbreitung, d. h. solche, die sich nur in den angeführten, an Relikten reichen Orten erhalten haben und überall unter ihnen ausgestorben sind; 4. vikariierende Arten, nur im äußersten Westen und Osten des Untergebietes (und auch manchmal ein drittes Vikariat in der Mitte, z. B. in Kachetinien: *Onychogomphus uncatus* — Südwest-Europa, *On. fulvipennis* — Kachetinien, *On. ruptus* — Amur) (BARTENEV, 1912). Die Rubriken 2, 3 und 4 stellen drei fortschreitende Stadien ein und desselben Prozesses der Ver-ringerung der Art dar. L. BERG (1909, 1918) hob in seiner guten Zusammenfassung der Tiere und Pflanzen mit solcher unterbrochenen Verbreitung und der vika-

rierenden Formen in Europa und in Ost-Asien nicht hervor, daß es sich um Arten des mittleren (nicht nördlichen) Untergebietes handelt. Damit erklärt es sich, weshalb BERG seine Aufmerksamkeit der Abwesenheit dieser Arten in Sibirien schenkt, d. h. im nördlichen Untergebiet. Man muß aber die Abwesenheit dieser Arten nicht für Sibirien, sondern für Zentral-Asien und Turkestan hervorheben.

Die autochthone Fauna des mittleren Untergebietes hat also 1. in verschiedenen Teilen desselben nicht gleiches Alter, je mehr nach Osten, desto älter ist sie; 2. fast überall hat diese Fauna so starke Umwandlungen erlitten, daß sie gegenwärtig eine klastische wurde. Nur in Ost-Asien hat die Fauna keine starken Umwandlungen erlitten, und deshalb kann Ost-Asien nur bedingungsweise dem mittleren Untergebiet zugezählt werden.

## 7.

Wie wir gesehen haben, traten in Zentral-Asien an Stelle der aussterbenden Fauna (wegen des Austrocknens des Landes) eigentlich keine neuen starken Immigrationen auf. In Europa war es anders. An Stelle der während der Vereisungsepochen verschwundenen Faunen kamen hier später, in den inter- und postglazialen Epochen, von auswärts neue und kräftige Migrationen herein. Alle derzeitigen Migrationen können folgendermaßen eingeteilt werden: 1. Migrationen der Vereisungsepochen, nämlich: a) Arten des nördlichen Untergebietes zogen sich vor den wachsenden Gletschern ins mittlere Untergebiet zurück, b) Arten des mittleren Untergebietes emigrierten (unter dem Einfluß der Migration von Norden) in das südliche Untergebiet, c) diese Migrationen gingen teilweise nach Osten, nach Süd-Osten und nach Süd-Westen; 2. Migrationen der inter- und postglazialen Epoche: a) Die nördlichen Arten, die ins mittlere Untergebiet ausgewandert waren, konnten jetzt ins nördliche Untergebiet (auch das mittlere) zurückkehren, b) Arten des mittleren Untergebietes konnten sich jetzt aus dem südlichen in das mittlere Untergebiet zurückziehen, c) diese letzteren konnten ihre Migrationen weiter in das nördliche Untergebiet fortsetzen, d) andere Arten des mittleren Untergebietes konnten in das nördliche gehen, e) Arten des südlichen Untergebietes konnten in das mittlere immigrieren und f) diese Arten konnten die Migration bis in das nördliche Gebiet fortsetzen, g) tropische Arten konnten in das südliche und mittlere Untergebiet wandern, h) östliche und südwestliche Migranten konnten zurückkehren, d. h. nach Westen und dementsprechend nach Nordosten, i) aus dem Osten und Süd-Westen konnten auch andere Arten in denselben Richtungen wandern. Hier sind die vertikalen Migrationen nicht berücksichtigt worden (und einige andere). In der Vereisungsepoche war es möglich, daß auch Migrationen längs des mittleren Untergebietes stattfanden, besonders nach dem Fernen Osten und nach dem Fernen Westen hin, wo das Klima dem Einflusse der Eisperiode weniger unterworfen war. Dabei mußte der Wechsel der Vereisungs- und der Interglazialepochen auch einen Wechsel in den Richtungen der Migrationen hervorrufen; dieser Wechsel aber mußte wieder, je nach der Epoche, das Aussterben der präglazialen Arten bald beschleunigen, bald zurückhalten. Die Artbildungsprozesse erhöhten sich bald, bald verminderten sie sich.

Die Migrationen aus Norden konnten hinsichtlich des mittleren Untergebietes nicht die Rolle eines „Transit“ spielen, während die südlichen Migrationen auch als Transit in Betracht kommen konnten. Die Migrationen aus Norden hatten den Charakter der Auswanderung aus alten Plätzen, die aus Süden nur den der

Vergrößerung des früheren Areals in nördlicher Richtung. Alle diese Migrationen riefen eine starke Entwicklung der Artbildung nach dem Typ der Entstehung der Artenpaare (Artenkreise sensu RENSCH) hervor.

Das mittlere Untergebiet betreffen folgende Typen von Artenkreisen: 1. Ost-westliche Artenpaare, gewöhnlich mit unterbrochener Verbreitung, d. h. mit Abwesenheit von Arten auf dem Raume zwischen West-Europa und Ost-Asien (siehe oben); 2. süd-nördliche Artenpaare interglazialen Typs, wo die südlichen, aber manchmal auch die nördlichen Komponenten zum mittleren Untergebiet gehören. Zum mittleren Untergebiet gehören auch solche Fälle ost-westlicher Artenpaare, wo die Areale der Komponenten sich fast bis zur Berührung einander nähern, so daß die Grenze linienartig zwischen den Arealen verläuft, ohne daß die letzteren ineinander hineingreifen. Eine von den Komponenten des Paares greift in derartigen Fällen die andere an und bedrängt sie. Die angreifende Art hat gewöhnlich ein Areal in der Form einer Zunge mit einer konvexen Grenze, die angegriffene aber dementsprechend eine konkave Grenze (z. B. *Sympycna paedisca* greift die Art *Symp. fusca* an; SHORYGIN, 1926, Karte 1; SHORYGIN macht eine falsche Schlußfolgerung, wenn er meint, daß jetzt *Symp. fusca* angreift).

Jetzt wollen wir die hauptsächlichsten Tatsachen über den Bestand der Fauna des mittleren Untergebietes zusammenfassen (Schema 2 auf der Seite 302).

Gegenwärtig ist die Fauna des mittleren Untergebietes: die mannigfaltigste in der ganzen Paläarktik. Sogar der formale Vergleich der Faunen der verschiedenen Untergebiete bestätigt es. Tatsächlich gehen 1. in den Bestand des südlichen Untergebietes folgende Gruppen von Arten ein: a) Arten des südlichen, b) des südlichen + mittleren, c) des südlichen + mittleren + nördlichen, d) des mittleren + südlichen Untergebietes und e) des Tropen- + südlichen Untergebietes; 2. das mittlere Untergebiet besteht aus Arten a) des mittleren, b) des mittleren + nördlichen, c) des mittleren + südlichen, d) des nördlichen + mittleren, e) des südlichen + mittleren, f) des südlichen + mittleren + nördlichen Untergebietes, g) aus den tropischen Arten + solchen des südlichen + mittleren Untergebietes; 3. das nördliche Untergebiet hat Arten: a) des nördlichen, b) des nördlichen + mittleren, c) des mittleren + nördlichen und d) des südlichen + mittleren + nördlichen Untergebietes.

Wahrscheinlich besitzt das mittlere Untergebiet, nach dem größten Teil der Tiergruppen zu schließen, viel mehr Arten als die anderen Untergebiete. Das mittlere Untergebiet nimmt in der Paläarktik eine zentrale Lage ein, sowohl in bezug auf die Kompliziertheit des Faunenbestandes als auch auf ihre Mannigfaltigkeit und ihre Bedeutung. Jedoch ist das mittlere Untergebiet in den verschiedenen Tiergruppen sehr verschiedenartig ausgedrückt; sehr deutlich tritt es in den Gruppen zutage, in welchen sich viele Autochthone bewahrt haben und undeutlich in den jüngeren und stark progressiven Gruppen.

## 8.

Das nördliche Untergebiet<sup>1)</sup> der Paläarktik nimmt die Teile der alten Kontinentalschilde nur in seinem äußersten Westen — dem Baltischen Schild — und im äußersten Osten — dem Sibirisch-Chinesischen Schild ein. In seiner übrigen

<sup>1)</sup> Zwischen dem mittleren und nördlichen Untergebiet liegt im europäischen Rußland das sogenannte „LINDEMANNSCHE Dreieck“; siehe BARTENEV 1935 c.

## Schema 2.

## Aufbau der Fauna des mittleren Untergebietes der Paläarkt.

		Europa	Turkestan und Zentral-Asien	Ost-Asien
I. Autochthone:	Entstehung:	1. Lusitanisches Element 2. Ägäisches Element 3. Baltischer Schild 4. Afrika	Turanische Fauna Sibirisch-Chinesischer Schild Afrikanisches Element	Sibirisch-Chinesischer Schild
	Alter:	(Eozän-)Pliozän	Eozän — Miozän (Miozän — pliozäne Elemente)	Paläogen
	Ursachen der Perturbationen	Eisperiode	Austrocknung von Zentral- und Mittel-Asien	—
	Epoche der Perturbationen:	Pleistozän	Eozän — Miozän	—
	Entsprechende Prozesse	Aussterben; Emigration	Aussterben	—
II. Immigranten:	Entstehung:	von Süden (Süd-Westen, Süd-Osten) von Osten von Norden	von Osten von Westen	—
	Epoche der Migrationen:	Inter- und Postglazialepoche	Neogen	—
	Typ der Migrationen:	Emigration Immigration Transit	Emigration (Immigration)	—

Ausdehnung sind es geologisch junge Areale. Die Jugend der Fauna dieses Untergebietes ist durch die in seiner westlichen Hälfte unlängst durchlebte Eiszeit bedingt. Die Vereisungen waren in Sibirien weit stärker, als man früher voraussetzte, jedoch schwächer als in Europa (SUSCHKIN 1925; DERJUGIN 1929; LITSHKOV 1930, OBRUTSHEV 1930). Ob die Eisperiode im nördlichen Europa die ganze voreiszeitliche Fauna vernichtet hat oder ob einige Arten sie an den früheren Plätzen überdauert haben, ist prinzipiell von geringer Bedeutung; klar ist es nur, daß die voreiszeitliche Fauna ihre Einheitlichkeit im nördlichen Untergebiet (gerade in Europa) nicht bis zu unserer Zeit bewahrt hat.

Die alte Fauna des nördlichen Untergebietes mußte ursprünglich in ihrer Abstammung mit dem Baltischen Schild im Westen und mit dem Sibirisch-Chinesischen Schild im Osten verbunden sein, d. h. mit den Faunen nördlich vom alten Thetis-Ozean und von seinen Inseln. Wir wissen nicht, wie die Elemente der östlichen und westlichen Abstammung in der voreiszeitlichen Epoche im Unter-

gebiet verteilt waren. Jedoch ist es offenbar, daß sie früher durch das Meer in West-Sibirien getrennt waren (SUSCHKIN 1925). In der Eiszeit fanden die Faunenveränderungen hauptsächlich im westlichen Teil des Untergebietes statt, die östliche Fauna aber blieb in vielen Beziehungen bis jetzt vom vorzeitlichen Habitus. Es ist ein charakteristischer Zug des nördlichen Untergebietes, daß es (mit Ausnahme Ost-Asiens) unmittelbar die Vereisungen erlitt, welche die frühere Fauna vernichteten oder sie nach Süden vertrieben, und daß seine jetzige Fauna im ganzen eine junge ist, d. h. postglazialen Alters. Diese Fauna (in ihrem westlichen und zentralen Teil) gehört zum Typ der sich noch aufbauenden, einfachen und nach der Epoche der Bildung einförmigen Faunen (BARTENEV 1932b).

Die Vereisungen mußten in der vorzeitlichen Fauna folgende Typen von Veränderungen herbeiführen: a) Die Vernichtung des größten Teils vorzeitlicher Arten am Platze, b) eine starke Veränderung einiger weniger alter Arten, die die Vereisung am Platze überlebten, c) das Überleben einiger Arten an den südlichen Rändern der Eisdecke (teilweise auf den „Inseln“ MENZBIERS 1882), d) Emigration eines Teiles der Arten nach dem Süden, e) die nach Süden ausgewanderten Arten mußten Assimilationsprozesse, neue Migrationen, Veränderungen, Aussterben usw. in der Fauna, wohin die Migranten gerieten, hervorrufen. In der interglazialen Epoche konnten die nach Süden ausgewanderten Arten wieder nach Norden zurückgehen, nach dem die Gletscher zurückgetreten waren, und auf ihrem Rückwege einige südliche Arten mit sich nach Norden nehmen.

Die glazialen und interglazialen Migrationen mußten die Erscheinung von Artenkreisen zu breiter Entfaltung bringen (RENSCH 1929, BARTENEV 1930c, 1932, 1932b). RENSCH (1929) nimmt an, daß 70–80% der gegenwärtigen Arten Komponenten von Arten- und Rassenkreisen sind; dieser Prozentsatz ist übertrieben, aber es ist kein Zweifel, daß die Hauptmasse der Artenkreise der Paläarkt die Folge der Eisperiode ist und das nördliche Untergebiet betrifft.

Die Haupttypen der Artenkreise (Artenpaare) sind hier folgende: 1. Ost-westliche Paare *modu movendi*; die Beschreibung siehe BARTENEV 1932, 1932a, S. 236, 1. Ost-westliche Artenkreise kommen auch im mittleren Untergebiet vor (siehe oben), dort sind sie auch glazialen Alters, aber bildeten sich nicht *modu movendi* (wie im nördlichen Untergebiet), sondern *modu isolationis* (BARTENEV 1932a, S. 236–237, 2). 2. Süd-nördliche Artenkreise *modu movendi*; die Beschreibung siehe BARTENEV 1932, 1932a, S. 237, 3). Für solche Artenkreise ist folgendes typisch: a) Die südliche Komponente kann über das ganze (mittlere) Untergebiet von Westen nach Osten verbreitet sein, oder sich nur in ihrem westlichen Teil vorfinden, und b) die nördliche Komponente ist in der Regel nur im westlichen Teil des Untergebietes (wenn er nicht in der postglazialen Epoche eine sekundäre Zunge nach Nord-Osten gebildet hat). Oft kombiniert sich der süd-nördliche Artenkreis mit dem ost-westlichen, was als guter zoogeographischer Hinweis auf die Tatsache der wechselseitigen Reihenfolge der Glazial- und der Interglazialepochen dient.

In das nördliche Untergebiet gehen oft von Süd-Westen her nord-östliche Zungen der Arten des mittleren Untergebietes hinein, die sich *modu movendi* in den interglazialen Epochen oder der postglazialen Epoche gebildet haben, mit der Grenze zwischen dem Hauptgebiet und der Zunge des Areals von Leningrad nach Süden durch das Tal des Dnjepr (oder westlicher) (BARTENEV 1932a, S. 237–238, 4; 1935).

Über die Entstehung der Fauna des nördlichen Untergebietes kann man folgendes sagen. Ob die präglazialen Arten in den Vereisungsepochen (die Arten, die nicht vernichtet waren) auf den alten Plätzen blieben oder ob sie sich zurückzogen, sie entgingen doch nicht den Wirkungen der Eisperiode, denn weit von den Gletschern konnten sie nicht fortgehen und gerieten so in rauhere klimatische Verhältnisse als früher. Sie mußten sich also entweder stark verändern oder untergehen. Sie waren es, die den ersten Teil des Materials abgaben, aus welchem die gegenwärtige nördliche Fauna entstand. Den anderen Teil bildeten die mehr südlichen Arten, welche sich in den Vereisungsepochen auch unter rauheren klimatischen Verhältnissen als lebensfähig erwiesen; von diesen Arten fingen einige in den Vereisungsepochen, andere in den interglazialen Epochen an, sich mehr oder weniger an die nördlichen Verhältnisse zu gewöhnen, und konnten deshalb weiter nach Norden den zurücktretenden Gletschern nachfolgen. Diejenigen Arten, die sich in den Vereisungsepochen den nördlichen Verhältnissen angepaßt hatten (ob sie nun Arten von mehr nördlicher oder mehr südlicher Herkunft waren, ist gleichgültig), bekamen besondere nördliche biologische Eigenheiten. Diesen Typ des Übergangs nach Norden nennen wir glazial (BARTENEFF 1932, 1932a). Dagegen behielten die Arten, die in den interglazialen Epochen und der postglazialen Epoche nach Norden hinübergegangen waren, teilweise ihre früheren biologischen Eigenheiten bei und erhielten teilweise auch neue; sie gerieten nach Norden nach dem interglazialen Typ (BARTENEFF 1932, 1932a).

Es konnte keine nördliche voreiszeitliche Gattung der Art geben, welche sich unter den Einflüssen der Eisperiode nicht verändert hätte oder umgekommen wäre. Und verändern mußten sie sich 1. sehr stark und 2. sehr schnell (im geologischen Sinne). Der größte Prozentsatz der Arten und Gattungen ging dabei zugrunde. Es überdauerten nur vereinzelte Arten, nicht besondere Artengruppen im ganzen, sondern anscheinend je nur eine oder mehrere Arten aus verschiedenen Artengruppen. Schematisch gesprochen ist jede jetzige nördliche Art ein Rest eines besonderen genetischen Zweiges (einer besonderen früheren Artengruppe), dessen nächste Verwandten in der Eiszeit untergegangen sind. Damit erklärt sich auch die ausgeprägte morphologische Abgesondertheit unserer nördlichen Arten und der Existenz sogar selbständiger nördlicher Gattungen. Die nördlichen Formen, die sich unlängst aus dem mehr südlichen (des mittleren Untergebiets) Arten gebildet hatten, ergaben seltener besondere nördliche Gattungen, mußten aber auch stark von ihren früheren Verwandten abweichen oder sich durch den Verlust derselben morphologisch als stark von anderen Arten abgesondert erweisen. So haben unsere nördlichen Arten gewöhnlich zwei einander entgegengesetzte Eigenschaften. Wir sind daran gewöhnt, daß die ausgeprägte morphologische Sonderheit der Arten (Gattungen usw.) sich durch ihr großes geologisches Alter erklärt. In unserem Falle sind die nördlichen Gattungen und Arten bei aller ihrer a) ausgeprägten Eigenheit, b) geologisch sehr jung. Die Sache erklärt sich durch den scharfen Wechsel der Verhältnisse in der Eiszeit, was einerseits eine starke Veränderung der überlebenden Formen, andererseits den Untergang ihrer Verwandten hervorrief. Natürlich ist die schnelle Veränderung der Arten in der Eisperiode das Resultat einer langen Vorbereitung dazu im Laufe des Neogens.

Die arktische Fauna unterscheidet sich nicht prinzipiell von der nördlichen. Es liegt nur in dem Grade des Anpassungsvermögens der Arten an nördliche Verhältnisse. Die arktischen Arten passen sich dem Norden nach dem glazialen

Typ an. TUGARINOV sagt, 1. daß im Grunde genommen „wir die gegenwärtige Fauna der arktischen Breiten als eine im Laufe des Quartärs formierte anzusehen haben. 2. Die Wege ihrer Entstehung sind verschieden“ (1929, S. 179). MENZBIER (1923–1924) kommt zu dem Schluß, daß ein genetischer Zusammenhang zwischen der Tundrafauna und der Steppenfauna (besonders der zentralasiatischen) vorhanden ist. TOLMATSHOF aber kommt bei der Erforschung der arktischen Flora zum Schluß, daß die Tundren genetisch 1. mit Hochgebirgselementen zusammenhängen (TORMATSHOF 1927, S. 706) und 2. mit den Steppen, möglicherweise sogar mit Wüstensteppenassoziationen, und zwar zentralasiatischen Typs (ibid., S. 707), was er auf die postglaziale xerothermische Periode bezieht (ibid., 1927, S. 711). Unserer Meinung nach sind die Quellen der arktischen Fauna: 1. Voreiszeitliche, mehr nördliche, und 2. südlichere, aus dem mittleren Untergebiet (aber wohl kaum aus den Bergen).

# 9.

Stellen wir jetzt auf der Abbildung 3 die Haupttypen der post- und interglazialen Migrationen in der Paläarktik dar. Hieraus ziehen wir folgende Schlüsse.

## 1. Die Fauna

der gegenwärtigen Paläarktik lebt jetzt unter der Einwirkung der südlichen Migrationen, d.h. von Süden nach Norden; sogar die Migration von Westen nach Osten ist eigentlich eine Abweichung der Migration aus Süden.

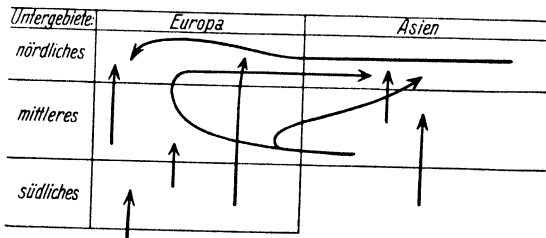


Abb. 3. Die Hauptrichtungen der gegenwärtigen und interglazialen Migrationen in der Paläarktik.

2. Migration von Norden nach Süden als Regel gibt es jetzt nicht. Alles das entspricht vollständig dem, daß unsere Epoche eine postglaziale ist.

3. Außerdem gibt es selbständige Migrationen aus Osten; sie beschränken sich vor allem auf das nördliche Untergebiet; die östliche Migration des mittleren Untergebietes spielt jetzt keine große Rolle<sup>1)</sup>.

4. Die gegenwärtigen Migrationen können in 2 Typen geteilt werden: a) In stärkere aus Süden (Süd-Westen, Süden und Süd-Osten) und b) in beschränktere aus Osten.

5. Die südliche Migration muß sich in erster Linie in der Fauna des südlichen Untergebietes bemerkbar machen, wo a) aus Süden, aus den Tropen, Migrationen nach der Paläarktik stattfinden können, und b), wo sich einer von den Bewegungs-herden nach Norden der paläarktischen Arten befindet. Die östliche Migration ist hier anscheinend schwach entwickelt.

6. Im mittleren Untergebiet ist die Migration aus Süden besonders stark und mannigfaltig vertreten; hier existiert a) Immigration aus dem südlichen Unter-

<sup>1)</sup> STEGMANN (1931, S. 353) behauptet, „daß in der Geschichte der Vogelfauna der Taiga der Kaukasus keine Rolle spielte“.



gebiet, b) Emigration nach Norden und c) Transit der Arten aus dem südlichen Untergebiet nach dem nördlichen.

7. Hier findet anscheinend eine schwächere Migration aus dem Osten statt.

8. Außerdem finden hier auch starke Abweichungen der süd-nördlichen Migration und ihre Verwandlung in eine Migration aus Süd-Westen nach Nord-Osten statt.

9. Dies alles bedingt eine besondere Mannigfaltigkeit des Bestandes der gegenwärtigen Fauna des mittleren Untergebietes.

10. Im nördlichen Untergebiet können die Migrationen in a) südliche und b) östliche eingeteilt werden. Die ersteren verwandeln sich oft in Migrationen aus Süd-Westen nach Nord-Osten. Zur südlichen Migration gehören hier Arten des mittleren und teilweise auch des südlichen Untergebietes. Die östliche Migration steht völlig isoliert da, nicht nur, was das Areal anbetrifft, sondern auch hinsichtlich der sie betreffenden Arten und der Ursachen. Die östliche Migration des nördlichen Untergebietes ist mächtiger als diejenige des mittleren.

Stellen wir nun die Hauptrichtungen der Migrationen der Paläarkt in den Vereisungsepochen zusammen. Hieraus ziehen wir folgende Schlüsse.

1. In der Vereisungsepoche hatten die Hauptmigrationen eine den Migrationen der inter- und postglazialen Epoche entgegengesetzte Richtung, denn sie gingen a) von Norden nach Süden und b) von Westen nach Osten.

2. Die ersten Migrationen der Vereisungsepochen sind im Vergleich mit den interglazialen Migrationen der Epoche nach die früheren. Dabei gingen die Migrationen der Vereisungsepochen wie aus einem Zentrum auseinander (nach Süden und Osten), die inter- und postglazialen Migrationen jedoch kamen aus verschiedenen Ländern zusammen (aus Süden und Osten). Diese beiden Ausgangspunkte der zusammenkommenden inter- und postglazialen Migrationen stellen die Endetappe der auseinandergehenden Migrationen der Vereisungsepochen dar. So haben die auseinandergehenden Migrationen der letzteren die Selbständigkeit der zusammenkommenden Migrationen der Inter- und Postglazialepochen veranlaßt.

3. Im nördlichen Untergebiet fanden Emigrationen sowohl nach Süden als auch nach Osten statt.

4. Im mittleren Untergebiet gab es a) Immigrationen aus Norden und b) Emigrationen nach Süden. Ein Transit aus Norden durch das mittlere Untergebiet ins südliche fand anscheinend nicht statt. Es ist nicht klar, ob Emigrationen nach Osten vorkamen (wahrscheinlich nicht).

5. Im südlichen Untergebiet gab es Immigrationen aus dem mittleren Untergebiet. Ob aber in derselben Zeit Immigrationen südlicher Arten aus den Tropen stattfanden, ist unbekannt.

Und so ist das Typische im Leben der eiszeitlichen Fauna der Paläarkt der aufeinanderfolgende Wechsel in der Richtung der Migrationen der Vereisungs- und Interglazialepochen. Das Komplizierte im Bestand der gegenwärtigen Fauna ist vor allem das Resultat dieses aufeinanderfolgenden Wechsels. Die zoogeographischen Angaben bestätigen vorzüglich die Tatsache wiederholter, sich abwechselnder Glazial- und Interglazialepochen. Ohne Zulassung dieser letzteren wären viele zoogeographische Tatsachen unerklärlich. Aber die Anzahl der Vereisungsepochen zu bestimmen, ist die Zoogeographie allein (ohne Hilfe der Paläontologie u. a.) bis jetzt noch nicht imstande.

## 10.

In der Paläarktik ist unter anderem eine Reihe weit von Süden nach Norden und von Westen nach Osten verbreiteter Arten zu finden. Solche Arten interessierten bis jetzt die Zoogeographen am allerwenigsten; man nannte solche Arten „nicht wählerische“, „gleichgültige“ und für die zoogeographischen Ziele unwesentliche. Manchmal kommen solche Arten außer in der Paläarktik auch in N.-Amerika vor und sind folglich holarktische Arten. Nun erhalten solche Arten doch ein spezielles Interesse. Welchen Ursprungs sind diese Arten? Wahrscheinlich gibt es hier verschiedene Artengruppen, und bis jetzt ist es noch nicht gelungen, sie alle aufzuzählen. Vorläufig kann man nur folgende Momente feststellen.

1. Die weite Verbreitung dieser Arten ist gewöhnlich eine postglaziale und nicht eine präglaziale Erscheinung, sonst hätte die Eisperiode irgendwie schädlich auf ihr Areal gewirkt, was wir aber nicht wahrnehmen können.

2. Solche Arten ziehen oftmals sichtlich nördlichere Gegenden vor; jedoch gehören alle diese Arten gewöhnlich nicht zu den borearktischen, sondern zu mehr südlichen Gattungen. Dabei kennen wir bei uns postglaziale Migrationen von Norden nach Süden überhaupt nicht. Alles dies spricht dafür, daß wir es hier mit Arten zu tun haben, die nicht aus dem nördlichen, sondern aus einem mehr südlichen Untergebiet stammen und sich nur erst in der postglazialen Epoche weit nach Norden verbreitet haben (oder in einer der Interglazialepochen?).

3. Viele dieser Arten gehörten wahrscheinlich ursprünglich zum mittleren Untergebiet und drangen in einer der Vereisungsepochen weiter in das südliche Untergebiet und in einer der Interglazialepochen in das nördliche vor. Auf diese Weise ist die weite Verbreitung dieser Arten auch das Resultat des aufeinanderfolgenden Wechsels der Glazial- und Interglazialepochen. Beachten wir, daß ihre weite Verbreitung nach Süden nur den Westen betrifft, gerade das südliche Untergebiet der Paläarktik! Wahrscheinlich ist die Verbreitung solcher Arten in Nord-Amerika auch eine neue Erscheinung.

4. Einige der in der Paläarktik weit verbreiteten Arten gehören zu den nach interglazialen Typ nach Norden gekommenen. Anscheinend muß man hier zulassen, daß diese Arten entweder aus dem südlichen Untergebiet oder auch aus dem mittleren stammen, aber im letzten Falle sind sie in einer der Vereisungsepochen von dort weiter in das südliche Untergebiet gedrungen und in einer Interglazialepoche in das nördliche. Hier gibt es auch Arten, die in N.-Amerika eindringen (*Aeschna juncea*) (BARTENER 1929).

## 11.

Wie schon angeführt, hat die Erscheinung der Artenkreise in der Paläarktik eine weite Verbreitung erreicht (wenn auch nicht die von RENSCH 1929 für Rassenkreise angenommenen 70–80% aller Arten). In der gegenwärtigen Zeit fangen wir erst an, uns in den Typen der Artenkreise des nördlichen und mittleren Untergebietes zu orientieren, d. h. in den Typen von eiszeitlichem und teilweise postglazialen Alter *modu movendi*, und wissen wir noch wenig von solchen Typen im südlichen (und teilweise mittleren) Untergebiet wie auch von den Typen *modu isolationis*. Wir wissen, daß im mittleren Untergebiet (im Zusammenhang mit den geologischen Prozessen und der Eisperiode) eine starke Zerspaltung der präglazialen Arten *modu isolationis* in eine Reihe gegenwärtiger voneinander isolierter Formen

stattfindet. Wir vermögen aber bis jetzt noch nicht diese Zerspaltungen in eine kleinere Zahl von Typen zusammenzufassen. (Man vgl. BARTENEF 1930b, 1930c.)

In den Artenkreisen können die Areale der Komponenten entweder 1. sich nicht miteinander berühren (das ist charakteristisch für das Vikariieren im mittleren Untergebiet *modu isolationis*), oder 2. sich nur eben berühren, d. i. eine linienartige Grenze zwischen sich haben oder 3. einander überdecken. In einigen Fällen kann das Überschieben der Areale sogar zu ihrer völligen Überdeckung führen. Die linienartige Grenze der Komponenten ist oft ein Zeichen der Unmöglichkeit der Existenz beider Formen an ein und demselben Platze, und das Angreifen der einen Art ruft das vollständige Verschwinden der anderen auf diesem Platze hervor. Manchmal führt auch die Unmöglichkeit gleichzeitiger Existenz zweier Arten an ein und demselben Platze nicht zur Zerteilung ihres Areals, sondern zur Verteilung auf verschiedene Punkte innerhalb der Grenzen des gemeinsamen Areals in der Weise, daß dort, wo eine Art lebt, die andere nicht vorkommt (BARTENEF 1930, 1932a).

## 12.

Das von uns entworfene sehr schematische Bild der Geschichte und des Bestandes der gegenwärtigen Fauna der Paläarktik in den einzelnen Tier- und Pflanzengruppen stellt sich natürlich sehr mannigfaltig dar. Das hängt offenbar von der Verschiedenartigkeit der geologischen Geschichte der verschiedenen Tiergruppen und von ihren biologischen Haupteigenheiten ab. Von diesem Gesichtspunkt aus muß deshalb jede Gruppe noch besonders durchgearbeitet werden. Dabei darf man nicht die Frage stellen, welche systematische Kategorie (Einheit) hier als Grundlage angesehen werden muß. Alles hängt von den Besonderheiten jeder gegebenen Gruppe ab. So gibt z. B. bei den Säugetieren jede Ordnung dem Bilde viel Eigentümliches, die Reptilienklasse jedoch gibt ein mehr einförmiges Bild usw. In anderen Arbeiten hoffen wir spezielle Charakteristiken der Paläarktik nach verschiedenen Tiergruppen publizieren zu können, hier aber beschränken wir uns nur auf einige wenige Schlußfolgerungen. Wir haben vorläufig nur folgende Gruppen im Auge: Chiroptera, Insectivora und Carnivora von den Mammalia, sowie weiterhin Reptilien (BARTENEF 1935a), Amphibien (BARTENEF 1935b) und Skorpione.

Arten des nördlichen Untergebietes (die weiter südwärts fehlen), kommen in den angeführten Gruppen nur unter den Mammalia vor und fehlen bei den anderen. Der Koeffizient der Vermischung der Fauna nach den Untergebieten der Paläarktik (die Methode der Berechnung dieses Koeffizienten siehe BARTENEF 1935d) ist größer bei den Amphibia und Mammalia und geringer bei den Reptilia und Scorpiones. Im mittleren Untergebiet übertreffen die asiatischen Arten an Zahl stark die europäischen, und zwar besonders bei den Reptilien (68%), bei den Mammalien sind sie geringer an Zahl (45%) und bei den Amphibien noch geringer (29,3%). Das mittlere Untergebiet ist in allen Gruppen nach der Zahl der Arten das reichste in der Paläarktik. Dort haben wir:

Untergebiete	Amphibia	Reptilia	Mammalia
Das nördliche . . . .	0; 0%	0; 0%	19; 12,5%
Das mittlere . . . .	43; 58%	201; 60%	109; 71,2%
Das südliche . . . .	> 31;	> 129	> 25

Sehr interessant ist dabei schließlich der Unterschied der pontischen Arten in den verschiedenen Tiergruppen (BARTENEV 1935).

#### Literaturverzeichnis.

1. **Bajev, K.**, 1925: Die Geschichte der Kontinente und Meere. Moskau. (Russisch.) — 2. **Bartenef, A.**, 1911: Zum Bestand der Fauna vom Kaukasus. Protokoly Obschestwa Estestwoispyt. Warschau Universität, XXIII, S. 1 bis 20. (Russisch.) — 3. 1912: Odonatensammlung in Transkaukasien im Sommer 1911. Warschau Universität Izvestija. (Russisch.) — 4. 1914: Zur Frage über die Prinzipien der zoogeographischen Erdteilungen. Warschau Universität Izvestija. (Russisch.) — 5. 1929: Über die Artengruppen *Aeschna juncea* und *Aeschna clepsydra* in dem paläarktischen Gebiete. Arbeit. Nord-Kaukas. Assoziat. Wissensch. Institute, Nr. 54. — 6. 1930: Materialien zur Kenntnis der Odonatenfauna vom Westkaukasus. Arbeit. Nord-Kaukas. Assoziat. Wissensch. Institute, Nr. 72. — 7. 1930a: Über die Odonatensammlung der Nord-Kaukasischen Hydrobiologischen Station in 1928 in der Kabarda und in Balkarien. Travaux Stat. Biolog. Caucase du Nord de Gorsky Institut Agronomique, III, fasc. 1–3, S. 85–86. — 8. 1930b: Über *Calopteryx splendens* (Odonata) und ihre Biotypen, besonders die westasiatischen. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., LVIII, S. 521–540. — 9. 1930c: Versuch einer biologischen Gruppierung der Odonaten des europäischen Teiles der Sowjetunion, I. Rev. Russ. Zool., X, livr. 4, S. 57–131. — 10. 1931: Die geographisch-biologische Charakteristik und die Artenpaarung der Gattung *Sympetrum* Newm. 1933 (Odonata, Libellulinae). Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., LXI, Heft 3, S. 347–360. — 11. 1932: Versuch einer biologischen Gruppierung der Odonaten des europäischen Teiles der Sowjetunion. Zool. Journ. (Moskau), XI, livr. 1, S. 3–60. — 12. 1932a: Über einige der Typen von Arten und Rassenkreise in der Paläarkt. Zool. Anz. XCVII, Heft 7–8, S. 236–238. — 13. 1932b: Über einige Grundfragen der Zoogeographie. Zool. Journ. (Moskau) XI, livr. 2, S. 23–38. — 14. 1933: Über die Gattung *Libellula* und besonders über ihre paläarktischen Arten. Arch. f. Naturgesch. — 15. 1933a: Übersicht der *Leucorrhinia* (Britt. 1850)-Arten und Varietäten (Odonata, Libellulinae) in geographischen, biologischen und morphologischen Verhältnissen. Arch. f. Naturgesch. — 16. 1933b: Eine Notiz über die *Lestinae*- und *Agrioninae*-Arten im Kaukasus (und Turkestan). Bull. Mus. Georgie (Tiflis), VIII, S. 42–44. — 17. 1935: Über die pontische Fauna. Akad. d. Wissenschaft Leningrad. — 18. 1935a: Materialien zur allgemeinen Charakteristik der Fauna der Paläarkt. I. Reptilien. Arch. f. Naturg. — 19. 1935b: idem, II: Amphibien. Arch. f. Naturg. — 20. 1935c: Die Verbreitung der postglazialen Migrationen in Europa. Zoogeographica. — 21. **Berg, L.**, 1909: Ichthyologia amurensis. Mém. Acad. Sciences Pétersbourg, VIII. série, phys.-math. Classe, XXIV, Nr. 9. — 22. 1918: Die Klimate der geologischen Vergangenheit. Priroda, VII, Januar, S. 3–28. — 23. **Bialynicki-Birula, A.**, 1917: Arachnoidea Arthrogastra caucasica. I. Scorpiones. Mém. Mus. Kaukas., série A, Nr. 5. — 24. **Blanchi, B.**, 1905: Considérations générales sur les divisions zoogéographiques. Estestwoznaniye i Geographia, Nr. 7. — 25. 1918: Revision des données dans son article „Considérations générales sur les divisions zoogéographiques“. Bull. Acad. Sc. Russ., ser. 2, Nr. 1, S. 21–56. — 26. **Borissjak, A.**, 1922: Kursus der historischen Geo-

logie. (Russisch.) — 27. 1922a: idem. Atlas. (Russisch.) — 28. **Derjugin, K.**, 1929: Die Fauna des Weißen Meeres und ihre Geschichte. Priroda, XVIII, S. 791–816. (Russisch.) — 29. **Karpinski, A.**, 1919: Aufsätze über die geologische Vergangenheit des Europäischen Rußlands. Petrograd. (Russisch.) — 30. **Kobelt, W.**, 1897: Studien zur Zoogeographie. Die Mollusken der paläarktischen Region. Wiesbaden. — 31. 1898: Studien zur Zoogeographie. II. Die Fauna der meridionalen Subregion. Wiesbaden. — 32. **Menzbler, M.**, 1882: Die ornithologische Geographie des Europ. Rußlands. Utshenye Zapiski Universitât Moskau, Abt. estestv.-istoritsh., livr. 2–3. — 33. 1914: Les districts zoologiques du Turkestan et l'origine probable de sa faune. Annal. Soc. Encouragement Sc., Expérimentales et leur applicat. du nom Ch. Lédentzoff, Section de biologie, Supplément Nr. 4. — 34. 1923: Die große Eisperiode (Die große Vereisung Europas). Verlag Sabashnikow. (Russisch.) — 35. 1923–24: Über die Entstehung der Fauna der Tundren. Bull. Soc. Nat. Moscou, Sect. biol., (n. S.), XXXII, livr. 1–2, S. 76–98. — 36. **Nassonov, N.**, 1923: Distribution géographique des Moutons sauvages du Monde ancien. Pétrograd. — 37. **Obrutshév, V.**, 1930: Die Vereisung von Nord-Asien. Priroda, XIX, Nr. 5, S. 459 bis 477. (Russisch.) — 38. **Pusanow, J.**, 1927: Materialien zur Kenntnis der Landmollusken der Krim, III. Bull. Soc. Nat. Moscou, Sect. biol., (n. S.), XXXVI, livr. 3–4, S. 221–282. — 39. **Scharff, 1918**: The history of european Fauna. (Russische Übersetzung.) — 40. **Schorygin, A.**, 1926: In Rev. Russe d'Entom., XX, S. 56–67. — 41. **Semenov-Tian-Schanskij, A.**, 1928: Principal features of the history of Evolution of the alpine faunae. Proc. 3d Congress of the Russian Zoologists, Anatomists and Histologists, Leningrad. — 42. **Serebrovski, P.**, 1928: Contributions à la connaissance de l'ornithogéographie de l'Asie antérieure. Annuaire Mus. Zool. Acad. Science URSS., XXIX, S. 289 bis 392. — 43. 1930: Die Geschichte der organischen Welt. Verlag Timirjazevs Wissenschaftl. Institut Moskau. — 44. 1930a: Dialektik in dem Evolutionsprozeß. Pod znamenem marxisma, Nr. 10–12. — 45. **Stegman, B.**, 1931: In Doklady Akad. Nauk USSR., A, Nr. 13, S. 350–357. — 46. **Suschkin, P.**, 1925: On the zoological regions of central Siberia and of the nearest parts of high Asia, with some contributions to the history of the fauna of palaearectic Asia. Bull. Soc. Nat. Moscou, sect. biol., (n. S.), XXXIV, S. 7–86. — 47. **Tolmatshof, A.**, 1927: Über die Entstehung der Tundralandschaft. Priroda, XVI, Nr. 9, S. 695–718. — 48. **Tugarinov, A.**, 1922: Über die Entstehung der arktischen Fauna. Priroda, XVIII, Nr. 7–8, S. 653–680. — 49. **Litshkov, B.**, 1930: Die uralten Vereisungen und die großen Alluvialebenen. Priroda, XIX, Nr. 10, S. 979–1004.

## Referate.

**C. Fr. Roewer:** Solifuga, Palpigrada. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 5, Abt. 4, 4. Buch, Lief. 3, p. 321–480; Lief. 4, p. 481–608. Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig 1933 u. 1934. Brosch. RM. 16.40 u. 13.60.

Die vorliegenden beiden Lieferungen enthalten den Hauptteil eines Bestimmungsschlüssels der Solifugen, der bis zu den Arten führt. Die Charakterisierung ist so vollständig, daß damit zugleich eine morphologische Darstellung gegeben wird. Die beigegebenen Abbildungen verdeutlichen vor allem die wechselnde Gestalt der für die Artengliederung wichtigen Cheliceren sowie die Bedornung der Tarsen, die als Gattungsscharakteristika verwandt werden.

B. Rensch.

**H. Hoffmann:** Opisthobranchia. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 3, Abt. 2, 3. Buch, Lief. 3, p. 313–488. Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig 1934. Brosch. RM. 21.60.

Diese Lieferung bringt im wesentlichen eine eingehende Darstellung von Notum, Schale und Integument. Von besonderem Interesse sind die ausführlichen Angaben und Abbildungen über die Rudimentation der Schale, die in verschiedenen Gruppen parallel verläuft (Einbeziehung in den Mantel, Verminderung der Dicke und der Umgangszahl, Abflachung, stärkere Variabilität). Eine sehr sorgfältige Behandlung erfahren auch die verschiedenen Drüsentypen. Verf. bespricht eingehend Histologie, Phylogenese und Funktion. Die Hypobranchialdrüse dient danach zur Reinhaltung der Epithelien der Pallialhöhle, die Mantelranddrüsen sind Wehrdrüsen, die Bohadsch'sche Drüse wird als den Mantelranddrüsen homolog betrachtet. So ist auch in diesem Heft wieder eine Fülle von Material kritisch verarbeitet und erstmalig im Zusammenhange dargestellt worden.

B. Rensch.

**B. Wolff:** Animalium Cavernarum Catalogus. Pars I, II (Bd. I, p. 1–32, Bd. II, p. 1–64, Bd. III, p. 1–144). Berlin (W. Junk), 1934.

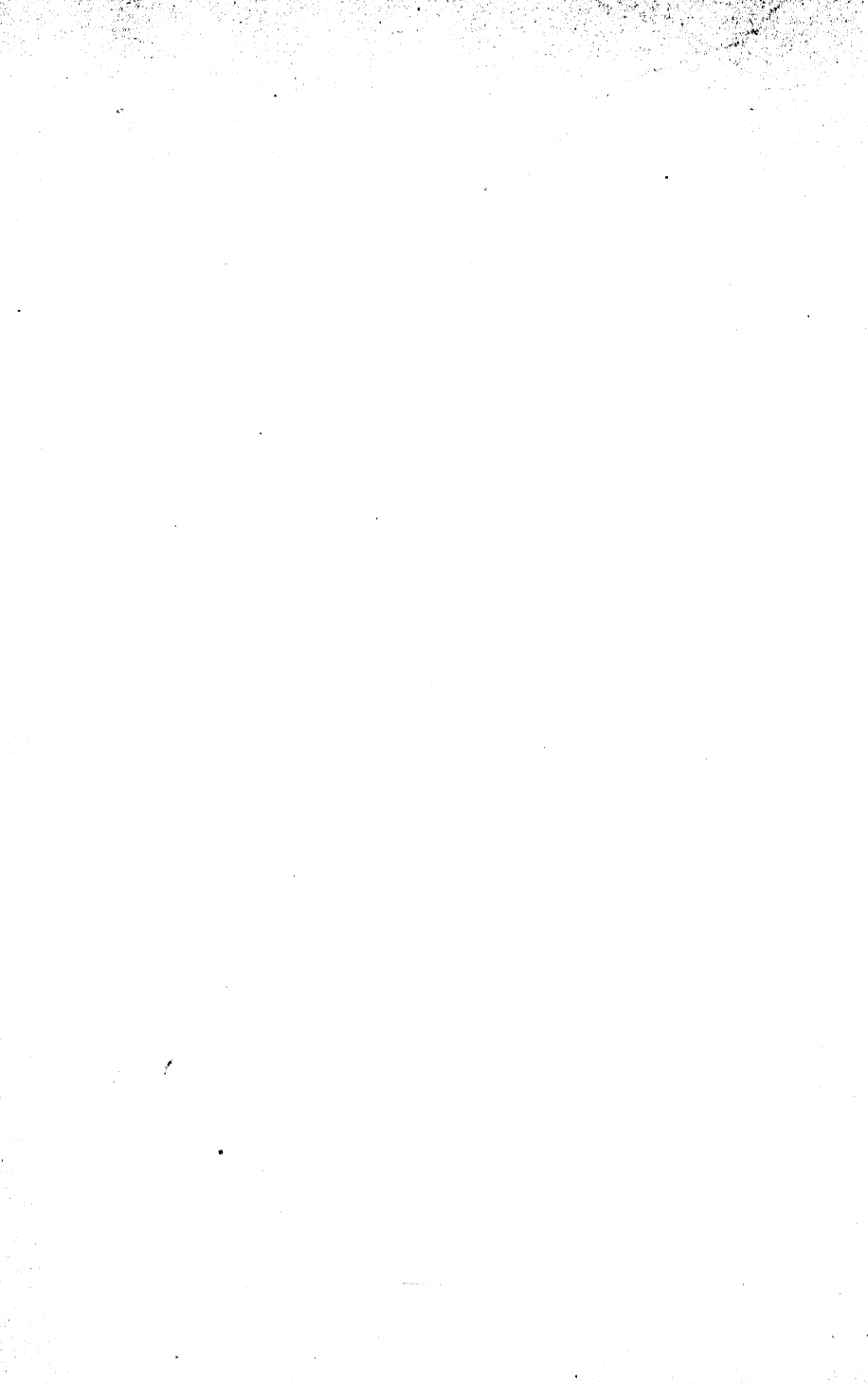
Die Tierwelt der Höhlen ist für viele Probleme der heutigen Biologie von so großer Bedeutung, daß eine katalogmäßige Erfassung der Formenfülle und der so umfangreichen Literatur wohl allgemein begrüßt werden wird. Das vorliegende Werk, das nach Abschluß 60 bis 70 Bogen umfassen soll, wird eine alphabetisch geordnete Bibliographie, ein geographisch geordnetes Verzeichnis der untersuchten Höhlen mit Literaturhinweisen und Tierlisten sowie einen systematischen Katalog der Höhlentiere enthalten (von allen 3 Teilen erscheinen Abschnitte in den ersten Lieferungen). Es werden dabei nur die dem Menschen unmittelbar zugänglichen Höhlen und Bergwerke behandelt, die vielfach ähnliche Fauna der unterirdischen Löcher, Spalten usw. wurde nicht berücksichtigt.

Der Begriff der Höhlentiere wurde dagegen sehr weit gefaßt: da sich bei manchen Formen noch nicht entscheiden läßt, ob biologische Beziehungen zum Höhlenaufenthalt vorhanden sind, wurden alle in Höhlen gefundenen, also auch die zufällig hineingelangten Formen berücksichtigt. Wenn ein solches Verfahren zunächst vielleicht ganz plausibel erscheint, so führt es doch in praxi zu etwas unbefriedigenden Darstellungen. Es wirkt jedenfalls eigenartig, wenn man etwa für Harzer Höhlen lange Faunenlisten von „Höhlentieren“ findet (sämtliche dort genannten Mollusken sind z. B. biologisch gleichgültige „Zufallsfunde“). Wenn hier etwas kritischer vorgegangen wäre (Beschränkung auf die echten Höhlentiere, d. h. Kenntlichmachung der biologisch noch unklaren Formen durch besonderen Druck und vor allem Fortlassung aller eindeutigen Zufallsfunde), dann wäre der Zweck des Buches vielleicht besser erfüllt und der Umfang wäre nicht ganz unwesentlich verringert worden. Doch bildet der Katalog natürlich auch in der vorliegenden Anordnung ein wichtiges Nachschlagewerk. — Die von E. Dudich geschriebene Einleitung zeigt die Fülle von Problemen auf, welche die Höhlenfauna der Forschung bietet: Reduktion der Lichtsinnesorgane, Vermehrung der Tastorgane, Veränderung des Integumentes, spezielle Ethologie und Ökologie der einzelnen Formen, Aperiodizität der Fortpflanzung, Artbildung durch Isolation, Erhaltung von Relikten und vieles andere. Es ist zu hoffen, daß schon die Besprechung dieser vielen Fragestellungen der Speläobiologie neue Jünger zuführt!

B. Rensch.







# Studien zur Verbreitung der europäischen Igel (Erinaceidae).

Von

Konrad Herter.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität und dem  
Museum für Naturkunde zu Berlin.)

Mit 10 Abbildungen im Text und 1 Tafel.

## Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung . . . . .	313
II. Literaturbesprechung und Systematisches . . . . .	315
III. Material und Methoden . . . . .	325
IV. Morphologische Trennung der <i>Europaeus</i> - und <i>Roumanicus</i> -Gruppe . . . . .	332
V. Geographische Verteilung der Merkmale . . . . .	337
VI. Die Verbreitung der europäischen Igel . . . . .	348
VII. Die Nordgrenze des Igels in Europa . . . . .	355
VIII. Die <i>Europaeus</i> - <i>Roumanicus</i> -Grenzen in Europa . . . . .	355
IX. Die Übergangsformen und die Grenzgebiete . . . . .	357
X. Das Zustandekommen der heutigen Verbreitung . . . . .	362
XI. „Hundsigel“ und „Schweinsigel“ . . . . .	374
XII. Zusammenfassung . . . . .	377
XIII. Literatur . . . . .	378
XIV. Nachtrag bei der Korrektur . . . . .	380

## I. Einleitung.

Im August 1932 brachte mir Herr cand. phil. HANS DENZER ein lebendes halbwüchsiges (etwa 390 g schweres) Igelmännchen, das er auf dem Gelände der Landesanstalt für Fischerei in Friedrichshagen bei Berlin gefangen hatte. Das Tier fiel mir sofort durch seine von meinen anderen Igel (*Erinaceus europaeus* L.) abweichende Färbung auf. Die Brust war leuchtend weiß behaart (Abb. 1b), im Gegensatz zu meinen anderen auch aus Berlin oder seiner näheren Umgebung stammenden Igel, bei denen die Brust zum mindesten in der Mitte dunkel gefärbt war (s. Abb. 1a). Eine nähere Bestimmung des Tieres bestätigte meinen Verdacht, daß es sich um ein Exemplar des sog. Weißbrustigels, *Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton — des Ost-

igels — handelte<sup>1)</sup>. Durch eine Arbeit STEINS aus dem Jahre 1929/30 [63] war mir bekannt, daß dieser Igel, der zuerst aus Rumänien beschrieben wurde, in Deutschland bisher nur ziemlich weit östlich von Berlin gefunden worden ist. Die westlichsten Fundorte, die STEIN (S. 244) angibt, sind Plietnitz im Kreise Deutsch-Krone (Grenzmark) und Reckendorf, Kreis Lauenburg (Hinterpommern). „Es ist möglich, daß in der Neumark schon der osteuropäische Igel zu finden ist. Die genaue

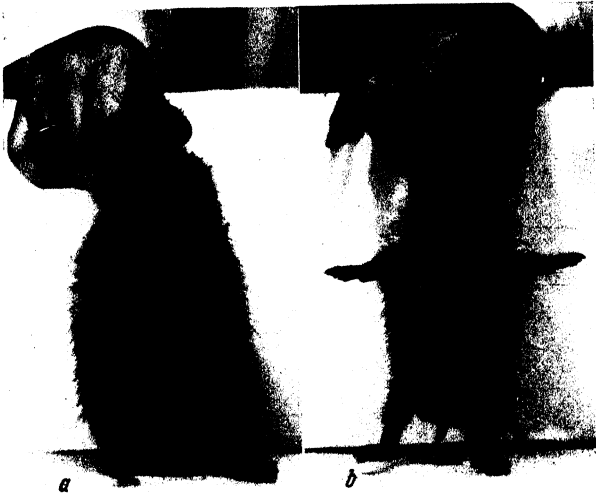


Abb. 1. a: *Erinaceus europaeus* ♀ aus dem Schillerpark in Berlin (Igel III); b: *Erinaceus roumanicus* ♂ aus Friedrichshagen bei Berlin (Igel IV). Aufnahmen nach dem Leben.

Festlegung der Verbreitungsgrenzen muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.“ „Wie die Verhältnisse in Bayern liegen, wo, wenigstens, was die östlichen Teile betrifft, auch mit dem Vorkommen von *E. roumanicus* zu rechnen ist, entzieht sich noch völlig unserer Kenntnis.“ Um festzustellen, ob es sich bei dem Friedrichshagener Funde um ein aus dem Osten eingeschlepptes Exemplar gehandelt haben kann oder ob das Verbreitungsgebiet des Ostigels vielleicht westlich bis Berlin reicht, untersuchte ich die Igel des Berliner Museums für Naturkunde. Dabei konnte ich einige Feststellungen machen, die mich veranlaßten, die Frage nach den Verbreitungsgrenzen von *E. roumanicus* und *europaeus* in Europa an möglichst großem Material eingehender zu verfolgen. Über die Ergebnisse dieser Untersuchungen soll im folgenden berichtet werden.

<sup>1)</sup> S. Nachtrag S. 381.

## II. Literaturbesprechung und Systematisches.

Im Jahre 1928 erschien eine umfassende und sehr sorgfältige Arbeit von OGNEW über die Säugetiere von Osteuropa und Nordasien [40], in der die Insektivoren und Chiropteren dieses Gebietes behandelt werden. Leider ist diese Arbeit in russischer Sprache geschrieben, so daß ihr Inhalt den meisten deutschen Lesern nicht zugänglich ist. Ich werde daher auf die unsere Probleme behandelnden Teile des OGNEWSchen Werkes etwas näher eingehen<sup>1)</sup>.

Nach OGNEWS Zusammenstellung gibt es in Europa folgende Arten und Unterarten der Gattung *Erinaceus* L.:

*Erinaceus europaeus europaeus* Linné,

„ „ *centralrossicus* Ognew,

„ „ *hispanicus* Barrett-Hamilton,

„ „ *italicus* Barrett-Hamilton,

„ „ *meridionalis* Altobello,

„ „ *consolei* Barrett-Hamilton,

„ „ *rhodius* Festa,

*Erinaceus roumanicus roumanicus*<sup>2)</sup> Barrett-Hamilton,

„ „ *transcausicus* Satunin,

„ *concolor concolor* Martin,

„ „ *abasicus* Satunin,

„ *nesiotis* Bate.

Außerdem kommt in Süd-West-Europa noch *Aethechinus algirus algirus* Duvernoy und Lereboullet vor. Er ist eine nordafrikanische Form, die in wenigen Stücken auch in Spanien und Süd-Frankreich (Dep. Var) gefunden wurde, und die in einer Unterart (*A. a. vagans* Thomas) auf den Balearen zu Hause ist [s. 35, S. 131ff.]. Nach Süd-Ost-Europa (Süd-Rußland) erstreckt sich das Verbreitungsgebiet des Ohrenigels (*Hemiechinus* Fitzinger). Wir wollen uns hier aber nur mit der Gattung *Erinaceus* beschäftigen.

Die Systematik der Gattung *Erinaceus* ist recht verwirrt und unübersichtlich, da vielfach neue Arten oder Unterarten beschrieben wurden, die sich dann später als synonym mit schon bekannten herausstellten. Auch sind die Auffassungen der verschiedenen Autoren über die Wertung der einzelnen Formen als Arten oder Unterarten z. T. abweichend. Auf eine Diskussion dieser Verhältnisse im einzelnen will

<sup>1)</sup> Für die Übersetzung der Teile der OGNEWSchen Arbeit, die die Gattung *Erinaceus* betreffen, bin ich Fräulein LUCIE ARENDT zu herzlichem Dank verpflichtet.

<sup>2)</sup> OGNEW schreibt „*roumanicus*“. Da BARRET-HAMILTON [3] aber „*roumanicus*“ angibt, behalte ich diese Schreibweise bei.

ich hier nicht eingehen, da sie für unser Problem — die Feststellung der Verbreitungsgrenzen von *E. europaeus* und *roumanicus* — z. T. nicht von Bedeutung sind.

Man unterscheidet in der Systematik die einzelnen Igelarten und -unterarten in der Hauptsache nach drei Merkmalen, nämlich 1. der Beschaffenheit der Stacheln, 2. der Färbung des Fells und 3. gewissen Schädelmaßen.

1. Die Beschaffenheit der Stacheln. Manche Autoren pflegen die Länge, Dicke und Zeichnung der Stacheln als Unterscheidungsmerkmale zu verwenden. Untersucht man aber viele Igel, die sicher der gleichen Unterart angehören und manchmal sogar Wurfgeschwister sind, so fällt es auf, daß die Stacheln bei der gleichen Unterart in bezug auf diese Kriterien sich weitgehend unterscheiden können. Ja, man kann gegebenenfalls an einem Igelindividuum fast alle Stacheltypen, die als Art- oder Unterartmerkmale angegeben werden, finden. Ich bin daher der Ansicht, daß die Stacheln als systematisches Art- oder Unterartmerkmal kaum verwendbar sind. Bemerkenswert ist das Vorkommen ganz weißer Stacheln, auf das ich an anderer Stelle schon aufmerksam machte [22, S. 74 u. 23, S. 213]. Das Vorhandensein oder Fehlen solcher Stacheln wird von OGNEW auch als systematisches Unterscheidungsmerkmal benutzt. Dazu möchte ich aber bemerken, daß die Anzahl der weißen Stacheln auch bei derselben Art oder Unterart ganz außerordentlich schwankt. Z. B. habe ich z. Z. zwei lebende *E. roumanicus* vom gleichen Fundort (Prag<sup>1)</sup>), von denen der eine sehr viele solcher Stacheln besitzt, der andere hingegen nur ganz vereinzelte.

Ob es sich bei diesen weißen Stacheln wirklich um Reste der Jugendstacheln handelt, wie ich an anderer Stelle [22, S. 74] in Erwägung zog, erscheint mir jetzt zweifelhaft. Es ist wohl auch möglich, daß beim nicht mehr jungen Igel pigmentlose Stacheln entstehen, oder daß ursprünglich gefärbte mit der Zeit erbleichen. Vielleicht kommen auch alle drei Entstehungsweisen gleichzeitig oder hintereinander vor. Bei dem *Roumanicus* aus Friedrichshagen haben die weißen Stacheln mit der Zeit sehr zugenommen. Nach Ansicht der Zigeuner sollen die Igel im Alter hellere Stacheln bekommen [16].

Ich glaube, es ist einleuchtend, daß man mit einem so variablen Merkmal wie der Beschaffenheit der Stacheln systematisch nicht viel anfangen kann. Ich werde es jedenfalls nicht verwenden<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Für die Übersendung von 4 lebenden Igeln aus Prag bin ich Herrn Dr. J. KOMÁREK zu herzlichem Dank verpflichtet.

<sup>2)</sup> Bei der Betrachtung der Stacheln muß man sehr auf ihre Sauberkeit achten. Bei Wildfängen sind sie meist stark verschmutzt, wodurch Zeichnungs- und Färbungsmuster vorgetäuscht werden können (vgl. auch [63, S. 250]).

STEIN [63] beschreibt seine von dem typischen *E. roumanicus* in der Stachelzeichnung etwas abweichenden ostdeutschen Igel z. T. als *E. roumanicus dissimilis*. Der von LÜTTSCHWAGER [29, S. 35] hiergegen erhobene Einwand, daß es nicht möglich sei, daß zwei Unterarten auf demselben tiergeographischen Gebiet vorkommen, erscheint mir in diesem Falle nicht stichhaltig. Jedoch halte ich aus den oben angeführten Gründen die Aufstellung dieser Unterart für bedenklich.

2. Die Färbung des Fells. Das auffälligste Fellmerkmal, das *E. roumanicus* von *E. europaeus* unterscheidet, ist die weiße Färbung der vorderen Teile der Unterseite bei dem ersten. So schreibt BARRETT-HAMILTON [3, S. 361]: „The Roumanian hedgehogs are distinguishable by the fact that the dirty-white hairs of the under surface are arranged in a defined breast spot . . .“ MILLER [35, S. 127] sagt von dem gleichen Igel: „Furred area dark hair-brown interspersed with buffy and whitish hairs, the former most numerous on sides, the latter forming a clear whitish pectoral area which sometimes spreads over entire underparts.“ MATSCHIE [32, S. 230] berichtet von seinem *E. danubicus*, der mit *E. roumanicus* identisch ist, daß auf der Brustmitte die Haare weiß gefärbt sind (bei 2 Igeln aus Prundu in Rumänien), oder daß das Weiß einen größeren Teil der Unterseite einnimmt und sich auch auf die Seiten der Brust erstreckt (bei 3 anderen rumänischen Igeln aus Panteliman, Slobosia und Cernavoda). OGNEW [40] gibt an, daß für *E. roumanicus* der Kontrast zwischen der weißen Farbe der Brust und der schwarz-braunen des Bauches und der Leistengegend besonders charakteristisch ist. Auch STEIN [63, S. 242] sagt, daß alle von ihm zu *E. roumanicus* gerechneten Stücke eine scharf ausgeprägte Zweifarbigkeit der Haarfärbung der Unterseite zeigten. Ähnlich drückt sich auch LÜTTSCHWAGER [29, S. 35] aus. Die weiße Brust ist also ein von allen Autoren anerkanntes Merkmal für *E. roumanicus*.

Weit komplizierter liegen die Verhältnisse in bezug auf die Kopfzeichnung als Unterscheidungsmerkmal. Meist geben die Autoren mehr oder weniger deutliche Beschreibungen des Musters und der Färbung des Gesichtes, aus denen sich schwer das gemeinsame und trennende herausarbeiten läßt. Ich verzichte auf eine Wiedergabe der einzelnen Angaben und werde später (S. 330) zeigen, daß auch die Kopfzeichnung zur Auseinanderhaltung der beiden Arten mit herangezogen werden kann.

3. Die Schädelmaße. Außer einigen anderen Schädelmerkmalen, auf deren Unzuverlässigkeit schon STEIN [63, S. 242] hingewiesen hat, gibt MILLER [35, S. 118 u. 127] an: Für *E. europaeus*: „Upper portion of maxillary rather short, its length behind posterior point of premaxillary less than depth of rostrum at middle.“ Für *E. roumanicus*: „The skull differs from that of *E. europaeus* in the relatively longer, less deepened rostrum, a peculiarity which seems chiefly to involve the

maxillary bone. Upper length of maxillary greater than depth of rostrum at middle.“

Mit Recht bezeichnet LÜTTSCHWAGER [29, S. 31] diese Angaben als unklar. Es werden keine gut definierten Punkte angegeben, zwischen denen gemessen werden kann. Es ist ein Verdienst STEINS, diese Punkte

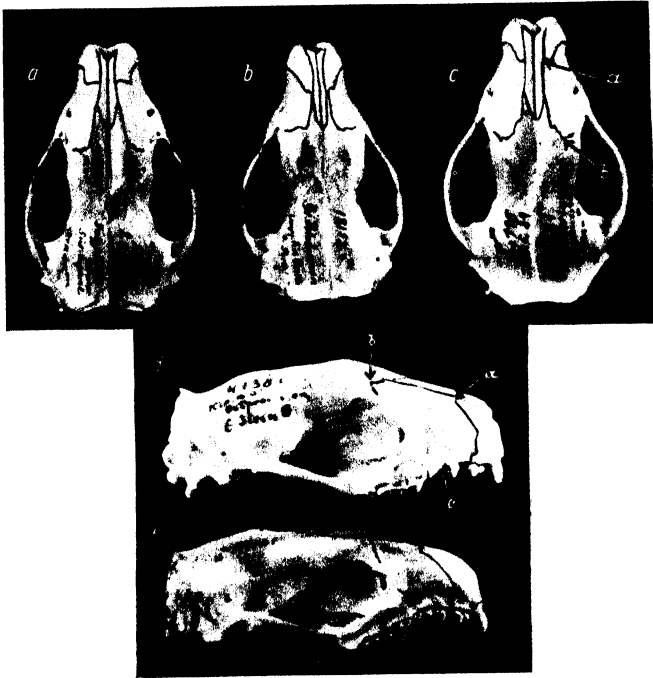


Abb. 2. a: *E. roumanicus* ♀ aus Falzfeinowo in Südrußland (M.N.B. 20340); b und e: *E. europaeus* ♂ aus Dupplin Castle bei Perth in Schottland (M.N.B. 18153); c und d: *E. roumanicus* ♂ aus Klein-Stürlack in Ostpreußen (M.N.B. 41381).

genau festgelegt zu haben. Er schreibt [63, S. 242]: „Als Meßpunkte für die obere Maxillarlänge werden bestimmt der am Nasale gelegene oralste Punkt des Maxillare und der am weitesten caudal gelegene, der sich bei *E. e. europaeus* etwa über der Mitte der in der Lacrymalgegend am Orbitalrand vorhandenen Knochenleisten befindet, bei *E. roumanicus* dagegen über und stets hinter diesen Knochenleisten. Dieses Maß divergiert mit der Sagittalrichtung des Schädels. Die Maxillarrhöhe wurde gemessen vom äußeren Alveolarrande von  $pm^1$  bis zum darüber liegenden Punkte des Nasale.“

Eine kleine Unschärfe, die Verschiedenheiten der Messung zuläßt, und die auch LÜTTSCHWAGER [29, S. 31] Schwierigkeiten bereitet hat, ist in dem letzten Satz enthalten. Man weiß nicht genau, welcher Punkt des Nasale als obere Grenze der Maxillarrhöhe gemeint ist. Wie mir Herr STEIN mündlich mitteilte, war bei seinen Messungen dieser Punkt da, wo Maxillare, Nasale und Praemaxillare zusammenstoßen, also die Stelle, die er in seiner obigen Definition als den am Nasale gelegenen oralsten Punkt des Maxillare bezeichnet. LÜTTSCHWAGER [29, S. 31] hat — wenn ich ihn recht verstehe — die Maxillarrhöhe von dem äußeren (vorderen) Alveolarrande von  $pm^1$  bis zu dem senkrecht darüber gelegenen Punkt des Nasale gemessen. Dies braucht nicht in allen Fällen mit dem STEINSCHEN Maß übereinzustimmen. Die Differenz dürfte aber meist so gering sein, daß die erhaltenen Werte doch noch vergleichbar sind.

Um für unsere Untersuchungen alle Mißverständnisse auszuschließen, gebe ich in Abb. 2c und d einen Schädel wieder, an dem die drei Meßpunkte mit Buchstaben bezeichnet sind: *a* ist der „am Nasale gelegene oralste Punkt des Maxillare“, *b* ist der „am weitesten caudal gelegene“ Punkt desselben Knochens und *c* ist der „äußere Alveolarrand von  $pm^1$ “. Die zu messende Maxillarrlänge ist also die Strecke *a*—*b*, die Maxillarrhöhe die Strecke *a*—*c*. Das Verhältnis von *a*—*b* zu *a*—*c*, also den Quotienten  $\frac{a-b}{a-c}$ , nenne ich den Maxillareindex *Mi*.

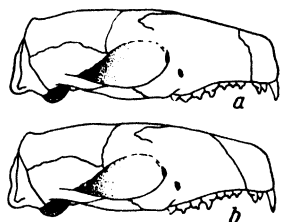


Abb. 3. Schema zweier Igel Schädel mit verschiedenem Verlauf der Sutura maxillo-intermaxillaris.

Viele Autoren — so auch OGNEW — bedienen sich zur Unterscheidung der Igelarten und -unterarten eines etwas anderen craniologischen Merkmals. Sie vergleichen die Länge der Sutura maxillo-intermaxillaris mit der der Sutura maxillo-nasofrontalis. So ist z. B. nach OGNEW bei *E. europaeus centralrossicus* die Sutura maxillo-intermaxillaris länger als die Sutura maxillo-naso-frontalis, während bei *E. roumanicus roumanicus* das Verhältnis umgekehrt ist. Diese Art der Messung erscheint mir nicht sehr günstig. Einmal geht aus den Angaben der Autoren nicht hervor, wie sie die Nähte gemessen haben, ob von Endpunkt zu Endpunkt, oder an den Nähten entlang. Zweitens ist der caudale Endpunkt der Sutura maxillo-naso-frontalis in den meisten Fällen nicht eindeutig zu bestimmen (s. Abb. 2). Drittens endlich ist die Länge der Sutura maxillo-intermaxillaris ein sehr unzuverlässiger Maßstab für die Höhe des Oberkiefers. Je nach der Form des Praemaxillare ist die Länge dieser Naht sehr verschieden. Bei derselben Unterart kann dieser Knochen bei einigen Exemplaren sehr kurz (in cranio-caudaler Richtung) sein, so daß die Naht steil verläuft und auch kurz ist (Abb. 3a), während er bei anderen lang ist und sich dorsal weit nach hinten erstreckt, wodurch



eine lange weit nach hinten ausladende Naht entsteht (Abb. 3b). Dazu kommt noch, daß der Winkel, den die Sutura maxillo-intermaxillaris mit dem Nasale bildet, individuell ganz außerordentlich schwankt, was schon LÖNNBERG [26] veranlaßte, die Größe dieses Winkels als Kriterium zur Unterartsabgrenzung abzulehnen. Ist dieser Winkel stumpf, etwa  $90^\circ$ , so ist die Sutura relativ kurz, während mit zunehmender Spitzigkeit dieses Winkels auch die Länge der Naht zunimmt. Diese durch individuelle Schwankung der Praemaxillarform bedingte Veränderung macht sich natürlich auch bei der STEINSCHEN Meßmethode — durch Verschiebung des Punktes *a* — bemerkbar. Sie ist aber viel geringer, so daß sie das Verhältnis der beiden zu vergleichenden Strecken zueinander bedeutend weniger beeinflußt. Ich glaube daher, daß die STEINSCHEN Maße für systematische Zwecke weit geeigneter sind als die Vergleichung der Nahtlängen, da sie das Verhältnis von Länge und Höhe des Schnauzenteils — also die „Spitzheit“ des Kopfes — besser ausdrücken.

Nach dem oben Gesagten kann man also die beiden Igelarten an folgenden Merkmalen unterscheiden:

Bei *E. europaeus* ist die Brust, mindestens in der Mitte, nicht weiß, sondern mehr oder weniger verdunkelt. Mi ist kleiner als 1 (oder auch gleich 1, wie wir später noch sehen werden).

Bei *E. roumanicus roumanicus* ist die Brust in mehr oder weniger großer Ausdehnung weiß. Mi ist größer als 1.

Betrachten wir nach diesen Gesichtspunkten die auf S. 315 zusammengestellten europäischen Igelarten und -unterarten, so kommen wir zu folgenden Ergebnissen: Die Unterarten von *E. europaeus* stimmen bis auf die von FESTA als *rhodius* beschriebene Form alle zu unserer Definition von *E. europaeus*, wie für *E. e. europaeus*, *hispanicus*, *italicus* und *consolei* aus den Beschreibungen MILLERS [35] und für *E. e. meridionalis* aus den Arbeiten ALTOBELLOS (s. z. B. [2]) hervorgeht. Bei *E. e. centralrossicus* gibt OGNEW [40] zwar nicht die Größe von Mi an; da er aber schreibt, daß die Länge der Sutura maxillo-intermaxillaris diejenige der Sutura maxillo-naso-frontalis stets merklich übertrifft, so ist es sehr wahrscheinlich, daß auch bei diesem Igel Mi kleiner als 1 ist<sup>1)</sup>. Von seinem *E. e. rhodius* sagt FESTA [14, S. 3]: „I peli delle parti inferiori del corpo sono bianco-giallicci, più bianchi nella regione mediana del petto e sulla gola, e grigiastri sui fianchi, sul ventre e sulle coscie“. D. h., es handelt sich um einen Igel mit weißer Brust. Die Schädelmaße, die der Autor angibt, lassen sich leider nicht dazu verwenden, Schlüsse auf die Größe von Mi zu ziehen. Nach den Photogrammen [14, Taf. 1<sub>1-3</sub>] ähnelt der Schädel habituell dem *Roumanicus*-Schädel, wenn auch die Sutura maxillo-naso-frontalis dadurch, daß

<sup>1)</sup> Dies wird durch meine Messungen an russischen Schädeln bestätigt (siehe später).

das Praemaxillare sehr weit nach caudal ausladet, recht kurz erscheint. Ich glaube, man kann diesen Igel ohne große Bedenken zu *E. roumanicus* rechnen. Dies hätte FESTA vielleicht auch selbst getan, wenn er nicht den rumänischen Igel als Unterart von *E. europaeus* aufgefaßt hätte<sup>1)</sup>. Der Igel muß dann *E. roumanicus rhodius* Festa heißen. Wie wir später sehen werden, ist es auch äußerst unwahrscheinlich, daß auf Rhodos *E. europaeus* vorkommt.

Einige Schwierigkeiten macht *E. roumanicus transcaucasicus*. OGNEW sagt von ihm, daß er sich von *E. r. roumanicus* nur durch ein (nicht immer beständiges) craniologisches Merkmal unterscheidet; und zwar ist nach den Angaben SATUNINS — der diesen Igel als *E. transcaucasicus* beschrieb [48, S. 282] — die Sutura maxillo-intermaxillaris länger als die Sutura maxillo-naso-frontalis. Nun gibt SATUNIN selbst an [52, S. 105/106], daß diese Unterschiede bei manchen Exemplaren wenig deutlich sind. Auch OGNEW, der mehrere Schädel selbst gemessen hat, und die erhaltenen Daten in seiner großen Arbeit [40, S. 108] veröffentlicht, betont, daß dies Merkmal veränderlich ist, und daß auch manchmal die Sutura maxillo-naso-frontalis die längere Naht ist. Dividieren wir die von OGNEW angegebenen Werte für die Sutura maxillo-naso-frontalis durch die der Sutura maxillo-intermaxillaris, so ergibt sich: 0,89; 0,97; 1,06; 0,98; 0,93. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die Messungen an diesen Schädeln nach der STEINSCHEN Methode Werte von Mi ergeben würden, die wesentlich größer als 1 sind, da die Strecke  $a-c$  im allgemeinen kürzer als die Sutura maxillo-intermaxillaris ist. Ein Schädel aus dem Gouvernement Tschernomorzsk und einer vom Nord-Kaukasus (Bezirk Modok), die ich gemessen habe, hatten je einen Mi von 1,3<sup>2)</sup>. Man kann daher wohl den transkaukasischen Igel ohne weiteres als einen *E. roumanicus* ansprechen, was OGNEW ja auch tut<sup>3)</sup>.

Ich habe die Schädelverhältnisse von *E. r. transcaucasicus* so eingehend diskutiert, weil das über sie Gesagte z. T. auch für die nächste Igelart, *E. concolor*, gilt. OGNEW gibt an, daß die Längenverhältnisse zwischen den beiden Maxillarnähten bei ihr variieren. Aus den Maßen

<sup>1)</sup> BARRETT-HAMILTON hat ihn auch als Unterart von *E. europaeus* beschrieben [3]. Erst MILLER (1912) faßt ihn als Art auf [35, S. 127].

<sup>2)</sup> Diese und viele andere russische Igel aus dem Zool. Museum der Akademie der Wissenschaften in Leningrad verdanke ich der Liebenswürdigkeit von Herrn Professor B. VINOGRADOV.

<sup>3)</sup> OGNEW [40] hält es für möglich, daß *E. r. transcaucasicus* mit dem von THOMAS [67] beschriebenen *E. r. sacer* aus Palästina gleich zu setzen ist.

dreier Schädel, die dieser Autor wiedergibt [40, S. 111], erhält man für das Verhältnis Sutura maxillo-naso-frontalis zu Sutura maxillo-intermaxillaris: 0,64; 0,98 und 1,18. Die beiden letzten Zahlen können nach unseren vorigen Ausführungen auch für *E. roumanicus* gelten. Die erste Zahl ist aber so klein, daß man annehmen kann, bei diesem Schädel muß auch  $Mi$  kleiner als 1 sein. Das kraniologische Kriterium — die Größe von  $Mi$  —, das wir zur Unterscheidung von *E. europaeus* und *roumanicus* recht gut gebrauchen können, läßt uns bei diesem Igel, der übrigens in Europa nur auf einem kleinen Gebiet an der Ostküste des Schwarzen Meeres vorkommt (s. Verbreitungskarte bei OGNEW [40, S. 159]), im Stich<sup>1)</sup>. In bezug auf die Fellzeichnung sagt OGNEW [40, S. 83] von *E. e. concolor*: Färbung dunkelbraun; nur in der Mitte der Brust und hinter jedem Auge sind weißliche Flecke. Bei *E. c. abasgicus* gibt er an: Das Fell ist kohlschwarz; nur auf dem Halse ist ein undeutlicher weißlicher Fleck mit Beimischung schwarzer Haare. Diese Beschreibung läßt erkennen, daß es sich hier um Igelformen handelt, die zwar in bezug auf die Maßverhältnisse des Oberkiefers keine sicheren Beziehungen zu *E. europaeus* oder *roumanicus* erkennen lassen, jedoch durch die weißen Brustflecke zeigen, daß sie *E. roumanicus* näher stehen als *E. europaeus*.

*E. nesiotus* wurde von BATE als *E. europaeus nesiotus* [4] beschrieben. Er kommt auf Kreta vor. Er steht *E. roumanicus* sehr nahe, wie aus folgender Bemerkung MILLERS [35, S. 129] hervorgeht: „The Cretan hedgehog is nearly related to *Erinaceus roumanicus*, though well differentiated by its smaller size and by the relatively large unicuspid tooth.“

Zusammenfassend läßt sich aus den obigen Betrachtungen über die auf S. 315 angeführten Igelarten und -unterarten unschwer erkennen, daß man die in Europa vorkommenden Angehörigen der Gattung *Erinaceus* zwanglos in zwei Gruppen teilen kann: Die eine Gruppe, deren typischer Vertreter *E. europaeus europaeus* ist, zeichnet sich dadurch aus, daß bei ihren Angehörigen  $Mi$  im allgemeinen 1 nicht überschreitet, und daß die Brust keinen weißen Fleck in der Mitte hat. Meist ist die Brustmitte grau oder braun gefärbt. Ich bezeichne daher diese Gruppe kurz als den *Europaeus*-Typus oder als Braunbrustigel. Im Gegensatz dazu stehen die Igelformen, die sich um *E. roumanicus roumanicus* scharen, bei denen  $Mi$  meist größer als 1 ist, und bei

<sup>1)</sup> Der Igel ist von SATUNIN als *E. ponticus* aus dieser Gegend beschrieben worden [50, 52, S. 126 u. S. 292]. Nach OGNEW ist er mit MARTINS *E. concolor* aus Trapezunt identisch.

denen die Brust weiß ist. Dies sind die Igel des *Roumanicus*-Typus oder die Weißbrustigel.

Eine Übersicht der nach dieser Einteilung geordneten Arten und Unterarten, in der auch ganz grob die Verbreitungsgebiete in Europa nach den Literaturangaben eingefügt sind, sieht etwa so aus:

*Europaeus*-Gruppe = Braunbrustigel.

<i>Erinaceus europaeus europaeus</i>	. . .	Groß - Britannien, Frankreich, Schweiz, Skandinavien, Deutschland.
„	„	<i>centralrossicus</i> . Rußland nördlich des 54. und 55. Breitengrades.
„	„	<i>hispanicus</i> . . . Iberische Halbinsel.
„	„	<i>italicus</i> . . . . Italien mit Sardinien und vielleicht Korsika und die Südschweiz.
„	„	<i>meridionalis</i> . Mittel-Italien.
„	„	<i>consolei</i> . . . . Sizilien.

*Roumanicus*-Gruppe = Weißbrustigel.

<i>Erinaceus roumanicus roumanicus</i>	. . .	Ostdeutschland, Österreich, Tschechoslowakei, Polen, Rußland südlich des 54. und 55. Breitengrades, Südslawien u. Balkan.
„	„	<i>transcausicus</i> Kaukasusgebiet.
„	„	<i>rhodius</i> . . . Rhodos.
„	<i>concolor concolor</i>	} . . . Kaukasusgebiet am Ostrande des Schwarzen Meeres.
„	„	
„	<i>abasicus</i>	} . . . Schwarzen Meeres.
„	<i>nesiotos</i> . . . . .	
„		Kreta.

Auf die Frage, inwieweit es berechtigt ist, die Igel der Gattung *Erinaceus* in die oben angegebenen Arten und Unterarten einzuteilen, will ich hier nicht weiter eingehen. Ich will nur bemerken, daß ich nach meinen Erfahrungen an einem recht großen Material (s. S. 325) den Eindruck gewonnen habe, daß die Aufstellung von Unterarten bei Igeln nur auf Grund geringer und nicht konstanter quantitativer Färbungs- und Größenunterschiede unsere Kenntnisse nicht sehr bereichert. So erscheint mir eine Diagnose, wie etwa die folgende, die MILLER für *E. e. italicus* gibt [35, S. 123] weder theoretisch noch praktisch sehr bedeutungsvoll: „Color as in *E. europaeus europaeus* or slightly paler; size less than in the typical race, the largest skulls probably not exceeding 59 mm.“ Bei *E. e. europaeus* sollen die Schädel selten weniger als 60 mm messen (35, S. 120). In dem Material des Berliner Museums für Naturkunde finden sich mehrere italienische Igel, die recht dunkel sind. So ein ♂ aus Foggia in Apulien [Nr. 24559], das bedeutend dunkler ist als z. B. ein Stück aus dem Kreis Düren im Rheinland

(Nr. 25307). Ein ♂ aus Velletri bei Rom (Nr. 38376) ist etwa ebenso dunkel wie der Rheinländer. Die Condylbasallänge dieses Igels beträgt 61,5 mm — ist also viel größer als 59 mm. Unter deutschen Schädeln finden sich Stücke mit sehr abgekauten Zähnen und stark verwachsenen Schädelnähten, die sicher von alten und wohl „ausgewachsenen“ Igeln stammen, bei denen die Condylbasallänge erheblich kleiner als 60 mm ist; beispielsweise: bei Nr. 37180 aus Rangsdorf bei Berlin 55,2 mm, bei Nr. 27066 aus Taucha bei Leipzig 57,1 mm, bei Nr. 27068 vom gleichen Fundort 57,4 mm, bei Nr. 33721 aus der Gegend von Belgern an der Elbe 58,2 mm.

Ob sich bei der Untersuchung eines sehr großen Materials Mittelwerte ergeben würden, die eine Rassentrennung rechtfertigen würden, ist sehr fraglich. MILLER hat 17 Igel, die er als *E. e. italicus* bezeichnet, untersucht, gibt aber nur von 5 die Condylbasallängen an. Mir standen aus Italien, Sardinien und Korsika 17 Bälge und 17 z. T. nicht dazugehörige Schädel (von im ganzen 20 Igeln) zur Verfügung. Dies Material ist viel zu klein, um es statistisch auswerten zu können.

ALTOBELLOS Unterart *E. e. meridionalis* soll sich von *E. e. italicus* in der Hauptsache nur durch eine mehr quere Stellung des letzten oberen Molaren unterscheiden [2, S. 29]. Wie viele Stücke der beiden Formen verglichen wurden, gibt der Autor nicht an.

Ähnlich dürfte es mit einigen der anderen Unterarten stehen. Auch erscheint es mir fraglich, ob die „Arten“ *concolor* und *nesiotus* nach Bearbeitung eines größeren Materials aufrecht erhalten bleiben können. Vielleicht würden derartige Studien zu dem Ergebnis gelangen, Unterarten von *Roumanicus* in diesen Formen zu sehen. Da ich nicht die Absicht habe, eine Revision der Gattung *Erinaceus* hier vorzunehmen und diese mehr nomenklatorischen Fragen unser Problem nicht sehr wesentlich berühren, werde ich — wie oben ausgeführt — nur zwei Gruppen unter unseren Igeln unterscheiden, die *Europaeus*- und die *Roumanicus*-Gruppe. Ich werde in meinen weiteren Ausführungen daher unter *E. europaeus* einen Rassenkreis im Sinne RENSCHS (s. z. B. [44]) verstehen, während *E. roumanicus* im folgenden einen Artenkreis nach diesem Autor darstellen würde. Ob man die beiden Igelformen, wie es jetzt allgemein geschieht, als „Arten“ ansehen, oder ob man sie als Unterarten oder Rassen einer größeren Einheit auffassen soll, ist schwer zu entscheiden. STEIN [63, S. 242] diskutiert diese Frage, kommt aber auch zu keinem befriedigenden Ergebnis. Wie meine weiteren Ausführungen zeigen werden, ist es wohl angebrachter, die beiden Igel als „Arten“ aufzufassen<sup>1)</sup>

1) Man ist versucht, die Größen- und Färbungsunterschiede zwischen den nord- und südeuropäischen Igeln im Sinne der BERGMANNschen und GLOGERSchen Regel auszuwerten. Wie wir gesehen haben, dürfte das vorliegende Material aber noch zu gering sein, um endgültige Schlüsse zu gestatten. RENSCH [44, S. 56] findet bei einer Durchsicht der Angaben MILLERS für *Erinaceus europaeus* keine konstanten Größendifferenzen zwischen den Rassen aus Gebieten möglichst verschiedener Durchschnittstemperaturen. Dem kann ich hinzufügen, daß nach OGNEW die Condylbasallängen von *E. europaeus centralrossicus* unter 59 mm bleiben sollen. Für die westsibirische Form dieses Igels (*E. e. central. pallidus*) gibt der Autor sogar nur 55,3–55,7 mm an. Eine Größenzunahme (wenigstens für die Condylbasallängen) im kälteren Klima läßt sich also aus den bisher vorliegenden Angaben nicht ableiten. Bezüglich der GLOGERSchen Regel kommt RENSCH

### III. Material und Methoden.

Das von mir bearbeitete Material ist ziemlich groß. Ich habe 367 Schädel und 321 Bälge von im ganzen 477 Individuen für die Untersuchung verwertet<sup>1)</sup>. In manchen Fällen ließen sich die angegebenen Fundorte auf den Atlanten nicht ermitteln. Es wurde dann der nächste größere Ort, wenn er feststellbar war, als Fundort in die Karte (Tafel 2) eingezeichnet, Z. B. für Großbartelsee bei Bromberg wurde Bromberg angenommen usw. Bei Angaben, die ein größeres geographisches Areal — wie Kreis, Komitat, Gouvernement usw. — bezeichneten, oder wenn der genaue Fundort nicht aufzufinden war, wurde in manchen Fällen die zugehörige Hauptstadt oder ein etwa in der Mitte liegender Ort gewählt. Die geographischen Längen (von Greenwich aus gerechnet) und Breiten wurden entweder dem Verzeichnis aus dem großen Atlas der „Times“ entnommen oder auf den Karten eines anderen großen Atlas berechnet oder geschätzt.

Das von mir in dieser Arbeit verwertete Material hatte die in umstehender Tabelle angegebene Herkunft.

Die in der Zusammenstellung in Klammern gesetzten Bälge und Schädel habe ich nicht selbst gesehen. Sie wurden nach meinen Angaben zur Bestimmung (s. S. 328ff.) von Kollegen freundlichst bestimmt bzw. gemessen. Die Namen der Herren, die mir durch Überlassung des Materials oder Bestimmung dankenswerterweise behilflich waren, sind in der ersten Spalte der Zusammenstellung angegeben. Mein besonderer Dank gebührt dem Leiter der Säugetierabteilung des Berliner Museums für Naturkunde, Herrn Professor H. POHLE (und seiner Assistentin, Fräulein CH. SCHENCK), der mir das Material seiner Abteilung und seine wertvolle Zeit in großzügiger Weise zur Verfügung stellte und mich auch sonst weitgehend unterstützte. Desgleichen Herrn G. STEIN, der mir seine schöne Sammlung von Igelschädeln und -bälgen zum Studium überließ, und dem ich manche Anregung verdanke. Für Aufwand von Zeit und Mühe habe ich meinen Schülern, Herrn K. SGONINA und Herrn H. DENZER zu danken. Namentlich der erste hat sich durch mannigfaltige Hilfeleistungen — u. a. durch das Präparieren von etwa 30 Igelschädeln — um diese Arbeit sehr verdient gemacht.

Die Schädelmessungen wurden in der auf S. 319 angegebenen Weise (s. Abb. 2) mit der Schublehre ausgeführt. Die Punkte *a* und *c* sind stets eindeutig zu bestimmen. *b* macht manchmal einige Schwierig-

[44, S. 61] für *E. europaeus* zu positiven Ergebnissen. Ob sich diese auch bestätigen würden, wenn man die nord-östlichen Formen dieses Igels mit in Betracht zieht, möchte ich nicht entscheiden. *E. e. centralrossicus* ist sehr hell, und der sibirische *Europaeus* ist sogar noch viel heller als die italienische Rasse. Allerdings liegen mir aus der Gegend von Nowgorod auch einige ziemlich dunkle Stücke vor (aus dem Z.M.L.). Die von mir untersuchten finnischen Igel fielen auch durch sehr lichte Färbung auf. Ein Urteil über die Gültigkeit der biologischen Regeln für Igel kann wohl erst dann gefällt werden, wenn sehr eingehende Untersuchungen an großem Material vorliegen, bei denen vor allem auch die klimatologischen und ökologischen Verhältnisse im einzelnen genau berücksichtigt werden. Auf die großen Schwierigkeiten, die sich gerade für Säugetiere hier ergeben, macht auch RENSCH aufmerksam [44, S. 57].

<sup>1)</sup> S. Nachtrag S. 380ff.

	Ab- kürzung	Zu- sammen- gehörige Schädel u. Bälge <sup>1)</sup>	Einzelne Schädel	Einzelne Bälge <sup>2)</sup>	Zu- sammen Indi- viduen
Museum für Naturkunde Berlin (POHLE) . . . . .	M.N.B.	134	57	21	212
Zoolog. Museum d. Akad. d. Wis- sensch. Leningrad (VINOGRADOV)	Z.M.L.	15	27	10	52
Zoolog. Staatssammlung München (LEISEWITZ) . . . . .	Z.S.M.	10	9	13	32
Sammlung STEIN, Berlin . . . . .	S.St.	21	2	1 (2)	26
Zoolog. Institut d. Universität Berlin	Z.I.B.	1	16	1	18
Museum Zoolog. Universitatis Hel- singfors (LEVANDER) . . . . .	M.Z.H.		6	10	16
Zoolog. Museum Dresden (MEISE) .	Z.M.D.	5	7		12
Museum d. Landw. Hochschule Berlin (v. Lengerken) . . . . .	L.H.B.		4	3	7
Naturhistor. Gesellschaft Nürnberg (A. Schmidt) . . . . .	N.G.N.		7		7
Märkisches Museum Berlin (HILZ- HEIMER) . . . . .	M.M.B.	2	4		6
Naturhistoriska Riksmuseum Stock- holm (LÖNNBERG) . . . . .	N.R.S.	3	3		6
Zoologický Ustav II Prag (KOMÁREK) . . . . .	Z.U.P.		6		6
Naturalienkabinett Bamberg (Th. Schmid) . . . . .	N.K.B.		(1)	(2)	3
Naturkundliches Heimatmuseum Leipzig (BRAUNE) . . . . .	N.H.L.		1	1	2
Herkunft von verschiedener Seite (meist lebend) . . . . .		11 (7)	3 (1)	32 (11)	65
ARNDT, BYTINSKI-SALZ, DENZER, HAUCHECORNE, HEROLD, HEUELL, KOMÁREK, KRUMBIEGEL, SCHAE- FER, SCHAFF, SCHUURMANS-STEK- HOVEN, SEIDEL, SGONINA, STEUER. Angaben von LÜTTSCHWAGER [29] aus dem Museum in Danzig . .		(2)	(2)	(3)	7
Zusammen: . . . . .		202 (9)	152 (4)	92 (18)	477 <sup>3)</sup>
Im ganzen Schädel: .		367			
Im ganzen Bälge: . .		321			

<sup>1)</sup> Von einigen dieser Bälge waren nur die Kopffelle vorhanden.

<sup>2)</sup> Hierbei sind auch die lebenden Igel mit aufgeführt.

<sup>3)</sup> S. Nachtrag S. 380 ff.

keiten, da die Knochennaht hier zuweilen ziemlich stark gezackt ist, so daß einzelne Vorsprünge in das Frontale hineinragen (s. z. B. Abb. 7a). In solchen Fällen wurde die Spitze des am weitesten nach caudal sich erstreckenden Fortsatzes als Meßpunkt *b* gewählt.

Ich erhalte so für jeden Schädel je rechts und links zwei Zahlenwerte, nämlich die Längen der Strecken  $a-b$  und  $a-c$ , aus denen ich den Maxillareindex (Mi) berechne. Ich gebe Beispiele dieser Berechnung für zwei Schädel aus dem Berliner Museum für Naturkunde:

1. Nr. 18153 (♂) Dupplin Castle b. Perth, Schottland (Abb. 2b und c):

rechts:  $a-b = 8,0$  mm; links:  $a-b = 6,9$  mm

„  $a-c = 12,3$  „ ; „  $a-c = 12,3$  „

---

$\frac{a-b}{a-c} =$  rechts: 0,65 mm; links: 0,56 mm

Mittelwert = Maxillareindex:  $\frac{0,65 + 0,56}{2} = \frac{1,21}{2} = 0,61 = 0,6$ .

2. Nr. 20340 (♀) Falzfeinowo a. Dnjepr, Südrußland (Abb. 2a):

rechts:  $a-b = 14,8$  mm; links:  $a-b = 14,9$  mm

„  $a-c = 11,8$  „ ; „  $a-c = 11,3$  „

---

$\frac{a-b}{a-c} =$  rechts: 1,25 mm; links: 1,32 mm

Mittelwert = Maxillareindex:  $\frac{1,25 + 1,32}{2} = \frac{2,57}{2} = 1,29 = 1,3$ .

Wie man aus den Beispielen sieht, sind die Maße rechts und links nicht immer ganz gleich. Die Berechtigung, sie trotzdem zu einem gemeinsamen Mittelwert zusammenzufassen, ergibt sich daraus, daß die Differenzen meist nur einige Zehntel eines Millimeters betragen. — Beispiel 1 stellt einen Fall besonders großer Asymmetrie dar<sup>1)</sup>.

Bezüglich der Abrundung der Mittelwerte auf eine Dezimalstelle sei noch bemerkt, daß bis zu  $\frac{5}{100}$  nach unten, bei  $\frac{6}{100}$  und mehr nach oben abgerundet wurde.

Als Beispiel habe ich einen Fall mit sehr kleinem und einen mit sehr großem Index gewählt, um die Unterschiede deutlich zu machen. Der Index von 0,6 des schottischen Igels, einem typischen *Europaeus*, besagt, daß bei diesem Tier das Maxillare nur wenig mehr als  $\frac{1}{2}$ mal so lang wie hoch ist. Im Gegensatz dazu zeigt der Index des Russen, eines *Roumanicus*, daß an diesem Schädel das Maxillare mehr als  $1\frac{1}{4}$ mal länger als hoch ist.

Um die Fellfärbung und -zeichnung systematisch verwerten zu können, habe ich mir von Stopfbälgen des Museums für Naturkunde

<sup>1)</sup> STEIN hat in seiner Tabelle [63, S. 241] nur eine Schädelseite berücksichtigt. Daher kommt es, daß meine an seinem Material gewonnenen Werte ein wenig von den aus dieser Tabelle zu berechnenden Maxillareindices abweichen.



in Berlin und der STEINSCHEN Sammlung, sowie von meinen lebenden Igel n Bleistiftskizzen der Bauchseite und des Kopfes gezeichnet. Ich fertigte 74 Bauch- und 81 Kopfzeichnungen an. Die Herstellung der Bauchskizzen ist im allgemeinen ziemlich einfach, wenn auch manchmal die Musterung so undeutlich ist, daß eine zeichnerische Darstellung durch Schraffierung auf Schwierigkeiten stößt. Viel mühevoller und unsicherer im Ergebnis ist die Wiedergabe des Kopfes, da außer der häufig vorkommenden natürlichen Verschwommenheit der Muster die am Balg nur roh gestopften Köpfe oft stark deformiert sind. Auch pflegen die lebenden Igel ihre Schnauzen beim Wühlen u. dgl. viel als Hebelbäume und Grabinstrumente zu verwenden, was zur Folge hat, daß die Schnauzen oft mehr oder weniger haarlos sind. Bei der Anfertigung der Skizzen wurde etwas schematisiert, und zwar in dem Sinne, daß z. B. Stellen, an denen viele weiße Haare zwischen wenigen braunen stehen, als weiße Flecke wiedergegeben wurden usw.

Die Skizzen wurden nach ihrer Ähnlichkeit untereinander geordnet und für die häufiger vorkommenden Typen Schemata gemacht, die in Abb. 4 und 5 — in Tuschemanier umgezeichnet — zu sehen sind. Diese Zeichnungen, die wie gesagt schematisiert sind, ermöglichen es, die Igel allein nach ihrer Bauch- oder Kopfmusterung einzuteilen und zu benennen. Man sieht, daß sich deutlich zwei verschiedene Hauptgruppen in der Zeichnung der Ventralseite unterscheiden lassen. Eine, bei der mindestens die Brustmitte weiß ist, und eine, bei der diese Region verdunkelt ist. Die erste, deren einzelne Untergruppen ich mit römischen Zahlen benenne, ist die *Roumanicus*-Gruppe, charakterisiert also die Weißbrustigel. Die in den Zeichnungen nicht gestrichelten Bezirke sind mit leuchtend weißen<sup>1)</sup> Haaren bestanden, während die übrigen Haare der Bauchseite mehr oder weniger braun sind. Dies Braun kann von einem dunklen Schokoladeton bis zu einem ziemlich unbestimmten Graubraun schwanken. Zwischen den dunklen Haaren finden sich auch häufig vereinzelt weiße. Nicht selten ist ein dunkler Ring in der Kehlgegend (s. III), der auch offen oder in einige Flecken aufgelöst sein kann (V). Abb. 6a-e zeigt einige der *Roumanicus*-Gruppe angehörige Bälge des Berliner Museums für Naturkunde (s. auch Abb. 1b).

Die zweite Gruppe umfaßt den *Europaeus*-Typus, der durch einen braunen oder grauen Fleck auf der Brust ausgezeichnet ist. Ich benenne ihn mit arabischen Ziffern. Die Größe und Intensität des Fleckes ist

<sup>1)</sup> Bei Stücken, die längere Zeit in Alkohol gelegen haben, sind diese Haare gelb.

sehr verschieden. Während bei manchen Stücken die ganze Brust kräftig braun gefärbt ist (z. B. 1, vgl. Abb. 1a), ist bei anderen nur eine leichte Verdunklung der Brustmitte bemerkbar. Dazwischen gibt es

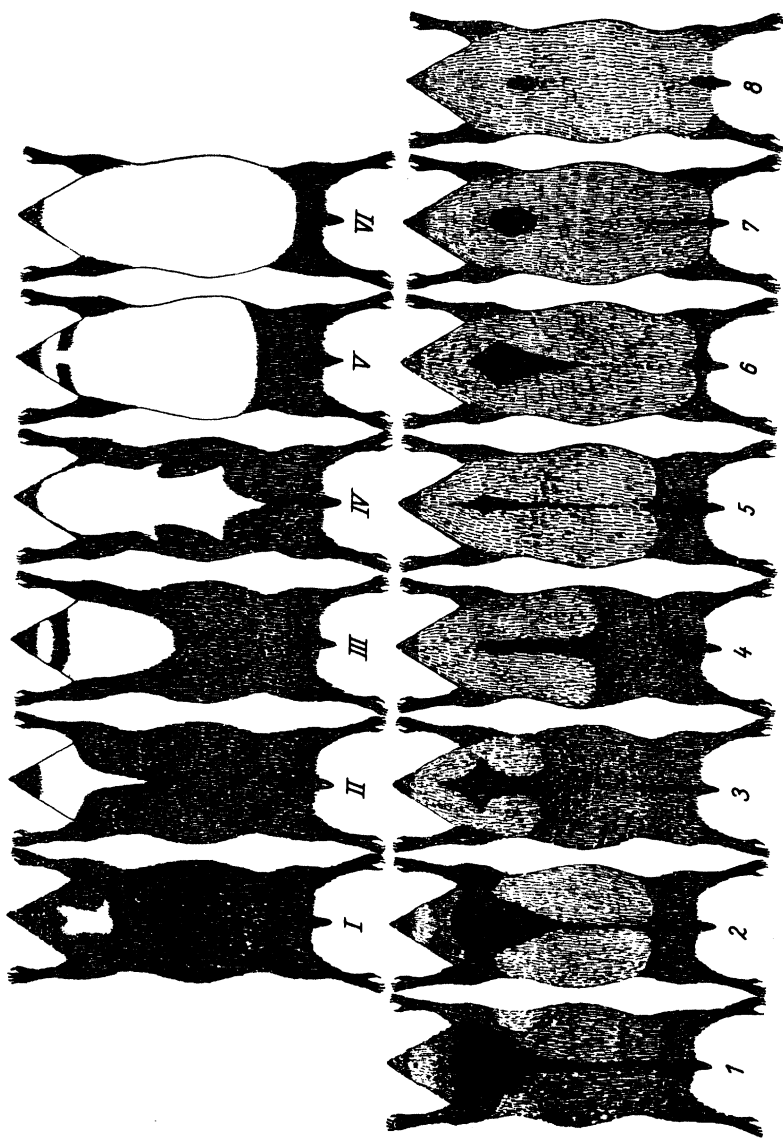


Abb. 4. Schemata der Bauchzeichnungen. I-VI: *E. roumanicus*; 1-8: *E. europaeus*.

mannigfache Übergänge, von denen einige in Abb. 4 wiedergegeben sind (vgl. auch die Abb. 10 und 11 in 22, die Igel der Gruppe 7 darstellen). In vielen Fällen ist die ventrale Mittellinie durch Verdunklung ausgezeichnet. Zwischen Anus und männlicher Geschlechtsöffnung scheint stets ein dunklerer Streifen vorzukommen. Die Kehle und die Bauchseiten sind heller gefärbt. Diese Aufhellung, die recht erheblich sein kann, aber niemals das reine Weiß vom

*Roumanicus* erreicht, kann sehr verschieden große Gebiete betreffen. Sie schwankt zwischen einer leichten Graufärbung der Achselgegend (1) bis zu fast völliger Aufhellung der ganzen Ventralseite, auf der dann nur der Brustfleck, die Geschlechtsregion und die Extremitäten etwas dunkler erscheinen (8).

Auch die Kopfzeichnungen lassen sich in zwei Hauptgruppen gliedern.

Abb. 5. Schemata der Kopfzeichnungen.  
A-H: *E. roumanicus*; a-i: *E. europaeus*; J: Schema der Kopfzeichnung eines Igels aus Königswusterhausen bei Berlin (M.N.B. 30384).

Die mit A bis H bezeichnete *Roumanicus*-Gruppe ist durch eine mehr oder weniger diffuse Braun- oder Graufärbung des Kopfes charakterisiert, in der sich hellere Gebiete finden können. Diese helleren Stellen bestehen entweder aus größeren Flächen von lichterem Grau oder Braun in der Stirngegend (s. z. B. B—D und H), oder sie treten in Form von Gruppen weißer Haare auf, die zu Flecken oder Streifen angeordnet sein können (z. B. C—G). Die Grundelemente dieser Flecken- und Streifenzeichnung sind ein Fleck zwischen Auge und Ohr und ein Fleck vor jedem Auge (C), wozu noch ein medianer Fleck vor den Augen kommen kann (E). Durch Zusammenfließen dieser weißen Elemente entsteht dann ein bandförmiger Sattel vor den Augen (F) oder auch eine X-ähnliche Figur auf der Stirn (G). Abb. 5 J stellt einen Sonderfall dar, auf den ich später (S. 347) zu sprechen komme.

Die Kopfzeichnungen der *Europaeus*-Gruppe benenne ich mit kleinen Buchstaben. Sie sind dadurch gekennzeichnet, daß die Region

zwischen den Augen und der Nase im allgemeinen sehr dunkel — dunkelbraun bis fast schwarz — ist. Meist nimmt diese Verdunkelung jederseits den größten Teil der Wangengegend ein, so daß eine V-ähnliche Figur

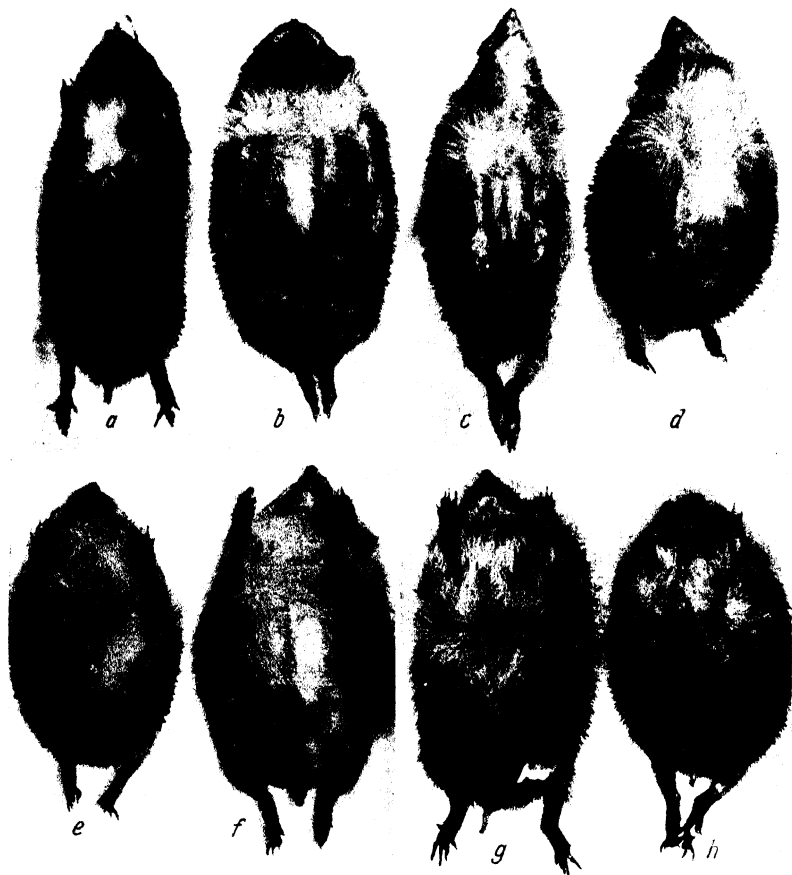


Abb. 6. *E. roumanicus*. a: ♂ Klein-Stürlack in Ostpreußen (M.N.B. 41381); b: ♀ Falzfeinowo in Südrußland (M.N.B. 20340); c: ♀ Berlin-Nordend (M.N.B. 24120); d: ♀ Proskau in Schlesien (M.N.B. 24057); e: ♀ *E. roumanicus* aus Königswusterhausen bei Berlin (M.N.B. 37179); f: ♂ aus Königswusterhausen bei Berlin (M.N.B. 30384); g: ♀ aus Berlin-Niederschönhausen (M.N.B. 37393); h: ♀ aus Königswusterhausen bei Berlin (M.N.B. 28224).

entsteht (a-e). Zuweilen findet sich über der Nase ein hellerer Fleck in dem V (i). Die vorderen Partien der Schnauze können auch wieder lichter gefärbt sein; jedoch ist die Augenumgebung in mehr oder weniger

großer Ausdehnung stets stark verdunkelt (f-h). Bei den meisten Igeln der *Europaeus*-Gruppe fällt ein keilförmiger Stirnfleck auf (a-d und h-i), der allerdings zuweilen auch fehlt (e-g). Ein weißer Fleck zwischen Auge und Ohr ist nicht selten (h-i).

Sowohl die Bauch- als auch die Kopfzeichnungen der Igel sind natürlich am lebenden Tier oder am Balg im allgemeinen nicht so deutlich ausgeprägt wie auf den schematischen Zeichnungen, was auch ein Vergleich der Abb. 4 mit den Photogrammen der Abb. 1 und 6 zeigt. Auch gibt es selbstverständlich Übergänge zwischen den dargestellten Typen. Als Hilfsmittel für eine Ordnung der Zeichnungsmuster und zur Charakterisierung der einzelnen Individuen haben sich die Schemata aber ganz gut bewährt. Ich verfuhr so, daß ich jedes Igelfell mit der Zahl und dem Buchstaben des Schemas, dem es am ähnlichsten zu sein schien, bezeichnete.

Von einem Igel, von dem ich den Balg (Bauch und Kopf) und den Schädel kenne, erhalte ich so drei Symbole, die ihn charakterisieren und es mir ermöglichen, ihn der *Roumanicus*- oder der *Europaeus*-Gruppe zuzurechnen. Die Symbole sind: Der Maxillareindex, die Zahl für die Bauchzeichnung und der Buchstabe für die Kopfzeichnung. Ich kann den Igel so durch einen kurzen Ausdruck, eine Art Formel, charakterisieren.

Für die beiden auf S. 327 erwähnten Beispiele ergibt sich dann:

1. Nr. 18153: 0,6 3c.

2. Nr. 20340: 1,3 IIC.

Aus dem Vorangehenden sehen wir, daß der erste der beiden Igel als *Europaeus*, der zweite als *Roumanicus* anzusprechen ist.

#### IV. Morphologische Trennung der *Europaeus*- und *Roumanicus*-Gruppe.

Bevor wir die im vorigen Abschnitt erörterten Kriterien zur Unterscheidung der beiden Igelformen für die Feststellung der geographischen Verbreitung von *Erinaceus europaeus* und *roumanicus* verwenden können, ist es nötig zu prüfen, ob diese Kriterien auch wirklich Unterscheidungsmerkmale der beiden Gruppen darstellen.

Es wäre z. B. denkbar — wenn auch nach dem bisher Bekannten nicht wahrscheinlich —, daß die Geschlechter sich in bezug auf den Maxillareindex, die Bauchzeichnung oder die Kopfzeichnung unterscheiden. Eine Prüfung dieser Frage bringt die Tab. 1. Hierin sind die Igel, deren Geschlecht bekannt war, in Geschlechter getrennt nach den drei Kriterien zusammengestellt.



Etwas anderes ist es mit dem Maxillareindex. Die jungen Igel haben verhältnismäßig stumpfe Schnauzen (s. [20] und [23]), die erst allmählich zu den Spitzköpfen der Alten auswachsen. Die Länge des Schnauzenteils des Igelkopfes wird aber z. T. durch die Form des Oberkieferbeins bedingt. Bei einem spitzen Kopf kann man ein relativ



Abb. 7. *E. roumanicus* aus der Sakmara-Steppe in Südrussland. a und c: Altes ♀ (M.N.B. 23159); b und d: Junges ♀ (M.N.B. 23161).

langes Maxillare erwarten und umgekehrt. Dies zeigt recht deutlich die Abb. 7, auf der zwei Schädel von Igel aus der Sakmara-Steppe in Südrussland dargestellt sind. Beide Tiere sind Weibchen und gehören der Zeichnung nach unzweifelhaft zur *Roumanicus*-Gruppe (Bauchzeichnung bei beiden V). Bei dem größeren (M. N. B. Nr. 23159) ist  $Mi = 1,3$ , also recht groß, was mit der Fellzeichnung gut übereinstimmt. Bei dem kleineren Schädel (M.N.B. Nr. 23161) ist  $Mi$  aber nur  $= 1,0$ , also — wie wir später noch näher auseinandersetzen werden — zu klein für *Roumanicus*. Wie die Seitenansicht zeigt (Abb. 7c und d), sind aber bei diesem Schädel die Zähne noch sehr

wenig weit entwickelt. Das Tier war also noch ziemlich jung. Auch OGNEW [40] gibt an, daß beim sehr jungen *E. roumanicus* die beiden von ihm gemessenen Schädelnähte annähernd gleich lang sind. Umgekehrt kann es bei jungen Schädeln von *Europaeus* aber auch vorkommen, daß der Index zu groß ist. So liegen mir zwei Schädel vor, deren Bälge sicher zu *Europaeus* gehören, und bei denen  $Mi = 1,1$  ist (M.N.B. Nr. 40524 aus Freienwalde [Mark Brandenburg] und Nr. 44551 aus Groß-Kyhna bei Delitzsch bei Halle a. d. S.). In beiden Fällen handelt es sich um Angehörige von Würfen, die z. T. in Gefangenschaft aufgezogen wurden, und beide

Schädel zeigen rhachitische Knochenverbildungen<sup>1)</sup>. Diese drei Schädel werde ich bei unseren späteren Betrachtungen über die geographischen Beziehungen betr. Mi nicht berücksichtigen. Bei jungen gesunden Schädeln, bei denen alle Zähne schon gut ausgebildet sind (etwa 35 untersucht), entsprechen die Maßverhältnisse ungefähr denen der Alten, so daß man sie zum Vergleich mit heranziehen kann.

Oben habe ich gesagt, daß die Bauchzeichnungen, die ich mit römischen Zahlen und die Kopfzeichnungen, die ich mit den großen Buchstaben von A bis H benannt habe, die *Roumanicus*-Gruppe charakterisieren, während arabische Zahlen und kleine Buchstaben der *Europaes*-Gruppe zukommen. Ferner gab ich an, daß ein „großer“ Maxillareindex für *Roumanicus* und ein „kleiner“ für *Europaes* typisch ist. Es ist nun nachzuprüfen, ob dies richtig ist, und was unter einem „großen“ und einem „kleinen“ Mi zu verstehen ist.

Dieser Prüfung dient die Tab. 2, in der zusammengestellt ist, wie oft in meinem Material die einzelnen Kombinationen zwischen den auf Abb. 4 und 5 dargestellten Bauch- und Kopfzeichnungen vorkamen und welche Mi-Werte zu den verschiedenen Bauchzeichnungen gehören.

Die Tabelle läßt folgendes erkennen: 1. Bei allen Igeln, deren Bauchzeichnungen den arabischen Zahlen 1–8 des Schemas entsprechen, gehören die Kopfzeichnungen in die mit den kleinen Buchstaben a–i bezeichneten Kategorien. 2. Bei diesen Igeln beträgt der Maxillareindex stets höchstens 1,0. 3. Bei den Igeln mit den Bauchzeichnungen I–VI gehören die Köpfe bis auf sehr wenige Ausnahmen (2 von 96) zu den Typen A–H. 4. Bei diesen Igeln ist der Maxillareindex in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle (unter 82 nur 6 Ausnahmen) mindestens 1,1.

Wenn wir die wenigen Ausnahmen — auf die ich später (S. 357) zurückkommen werde — außer Acht lassen, ergibt sich hieraus, daß die *Europaes* und *Roumanicus*-Gruppe mit Hilfe der drei besprochenen Merkmale gut auseinander zu halten ist.

Ich bezeichne also einen Igel, der die Bauchzeichnung I–VI und die Kopfzeichnung A–H hat, und bei dem Mi 1,1 oder mehr ist, als *Erinaceus roumanicus*; und einen Igel mit der Bauchzeichnung 1–8, dem Kopfmuster a–i und einem Mi von 1,0 oder weniger als *Erinaceus europaeus*.

<sup>1)</sup> Die Schädel der Wurfgeschwister dieser beiden Igel hatten folgende Mi-Werte: Freienwalde: 0,9; 0,9; 1,0; 1,0; 1,0 und Groß-Kyhna: 0,9; 1,0.



Tabelle 2.

	1	2	3	4	5	6	7	8	I	II	III	IV	V	VI	
a	8		3	1	2	2	1								17
b	3	7	5	5	1	6	4	1							32
c	12	7	3	1	6	20	3	7				1			60
d		1	1		1	2	1	1					1		8
e	1	6	1	2	1	4		2							17
f	2	1	1	4	1	7		2							18
g		4	1		2	1		1							9
h				1	2		3								6
i	1		1	1	1		2								6
A									4	3	7			3	17
B									4	2	5	1	4		16
C									1	1	5	1	1	1	10
D										1	4		9		14
E											2	1	3	1	7
F											4		3		7
G										1	2	2	2		7
H										1	5	3	3	4	16
	27	26	16	15	17	42	14	14	9	9	34	9	26	9	267
0,6	1		1	1		1	1	2							7
0,7	5	3	1	2	3	3	2	2							21
0,8	6	5	3	2	3	5	4	1				1			30
0,9	4	5	4	3	3	11	2	2					1		35
1,0	2	5	1	2	1	5	1	1			1		2	1	22
1,1									1	2	12	1	4	3	23
1,2									2	1	7	2	11	2	25
1,3									4	2	7		3		16
1,4									1		5		2	2	10
1,5									1				1		2
	18	18	10	10	10	25	10	8	9	5	32	4	24	8	191

Wie die Zusammenstellung auf S. 326 zeigt, bestand mein Material aber nur zum Teil aus Objekten, bei denen alle drei Merkmale festzustellen waren. Zum Teil waren nur Schädel oder nur Bälge vorhanden, in einigen Fällen auch Schädel und Kopffelle. Da zur Feststellung der geographischen Verbreitung die Ausnutzung eines möglichst großen Materials erwünscht ist, benutze ich auch die einzelnen Schädel oder Bälge zur Bestimmung. Ich nehme also im allgemeinen an, daß ein Balg, der die *Roumanicus*-Zeichnung aufweist, oder ein Schädel, dessen Mi 1,1

oder größer ist, auch wirklich zu einem Weißbrustigel gehörte; und daß ein Balg mit dunklem Brustfleck oder ein Schädel mit einem *Mi* von 1,0 oder darunter zu einem *Europaeus* gehörte. In einigen Fällen, die noch gesondert besprochen werden, mache ich allerdings von dieser Regel Ausnahmen.

Bevor ich auf die Besprechung der geographischen Verhältnisse eingehe, stelle ich in Tab. 3 die Häufigkeit der verschiedenen Größen von *Mi* in dem Gesamtmaterial zusammen.

Tabelle 3.

Maxillare-index	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	Im ganzen
Anzahl der Schädel	1	9	40	61	61	38	43	47	38	15	7	360
Prozent	0,3	2,5	11,1	16,9	16,9	10,6	11,9	13,1	10,6	4,2	1,9	

Stellt man die in der Tabelle ausgedrückten Verhältnisse graphisch dar, so erhält man eine Kurve (Abb. 9a), die zwischen 0,8 und 0,9 und bei 1,2 je ein Maximum hat. Diese Kurve macht es wahrscheinlich, daß die Verschiedenheit der *Mi*-Werte der Schädel nicht auf einer Streuung um einen Mittelwert (etwa zwischen 0,8 und 0,9) beruht — sie müßte dann etwa eine Binomialkurve sein —, sondern daß mindestens 2 Mittelwerte vorhanden sind, von denen der eine in den niedrigen *Mi*-Werten, der andere in den hohen liegt.

### V. Geographische Verteilung der Merkmale.

Wir wollen nun untersuchen, ob die drei Merkmale, nach denen wir unsere Igel bestimmt haben, eine gesetzmäßige geographische Verteilung zeigen. Wir beginnen mit dem kraniologischen Merkmal, der Größe von *Mi*, und stellen fest, ob sie in den einzelnen geographischen Gebieten verschieden ist. Ich teile Europa in einige Zonen ein und gebe in Tab. 4 für jede Zone die Variationsreihe von *Mi* an. Die Art der Einteilung ist durch Umstände, die uns später klar werden, begründet. Die Anzahl der Daten in Tab. 4 ist kleiner als in Tab. 3, da jetzt natürlich nur Schädel mit Fundortangabe berücksichtigt werden konnten.

Ein Blick auf die Tabelle zeigt zunächst, daß in den Zonen 1–9 *Mi* stets kleiner als 1,1 ist; d. h., daß die aus diesen Gebieten untersuchten Schädel alle dem *Europaeus*-Typ angehörten. Leider ist das vorliegende Material zu klein, um für die einzelnen Zonen einigermaßen zuverlässige Mittelwerte für die Größe von *Mi* zu erhalten. Immerhin läßt sich doch soviel erkennen, daß die sardinischen Igel (M.N.B.) die kleinsten

Tabelle 4.

Geographische Zonen	Maxillareindex											n
	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	
1. Sardinien . . . . .		4	2									6
2. Schottland . . . . .		2	3	1								6
3. Frankreich, Schweiz . . .			5	3	2							10
4. Italien (ohne Istrien), Korsika . . . . .		1		9								10
5. Hamburg, Eutin, Mecklen- burg . . . . .			2	4	2							8
6. Schweden, Dänemark, Bornholm . . . . .			4	2	4							10
7. Finnland . . . . .			2	3		1						6
8. Nordrußland . . . . .			1	3	4	1						9
9. Rheinland, Baden, Württem- berg . . . . .		1			4	1						6
10. Sachsen (Freist. u. Prov.) .	1	1	5	1	11	5	1					25
11. Bayern . . . . .			1	6	6	7						20
12. Österreich . . . . .			2	3	1				1			7
13. Provinz Brandenburg . . .			8	14	14	15	4	4	1	1		61
14. Pommern, Grenzmark, Polen			1		2	1	3	3			1	11
15. Schlesien . . . . .			3	1	2	1	4	3	2			16
16. Istrien . . . . .						2	5	7	2	1		17
17. Tschechoslowakei . . . . .							1	4	2	1	1	9
18. Ostpreußen . . . . .							2	4	3	4	1	14
19. Südslawien, Ungarn . . . .							6	7	7	3		23
20. Rumänien, Bulgarien, Grie- chenland . . . . .							3	2	4	2	1	12
21. Südrußland, Kurland . . .							7	10	14	3	3	37
	1	9	39	50	52	34	36	44	36	15	7	323
Prozent	0,3	2,8	12,1	15,5	16,1	10,5	11,1	13,6	11,1	4,6	2,2	

Indices, also die kürzesten Oberkiefer haben. Diese Igel hatten also wohl die stumpfsten Schnauzen. Ihnen schließen sich die Schotten an, die allerdings alle sechs von demselben Fundort (Dupplin-Castle bei Perth [M.N.B.]) stammen, so daß es nicht unmöglich ist, daß der niedrige Mi eine lokale Eigentümlichkeit — vielleicht Familieneigentümlichkeit — dieser Igelpopulation ist, was mir allerdings nicht sehr wahrscheinlich vorkommt. Von den 10 aus Frankreich und der Schweiz stammenden Schädeln war bei der Hälfte Mi = 0,7, während die Schädel

der italienischen Halbinsel (und 2 Schädel von Korsika, bei denen beiden  $Mi = 0,8$  ist [M.N.B.]), in der Mehrzahl einen  $Mi$  von 0,8 hatten. Man könnte aus diesen Daten vielleicht schließen, daß innerhalb des *Europaeus*-Kreises in Westeuropa die Oberkieferkorrelation in gewissen geographischen Zonen ziemlich konstant ist. Das Zahlenmaterial ist aber noch zu klein, um einen solchen Schluß zuzulassen.

Eine allmähliche Zunahme von  $Mi$  in der Richtung von Westen nach Osten, die man bei flüchtiger Betrachtung der Tabelle vielleicht annehmen könnte, scheint auch nicht vorzuliegen. Dies zeigen z. B. die Verhältnisse in der Zone 5. Hier hat der westlichste Schädel — der aus Hamburg ( $10^\circ$  östl. Länge) stammt (L.H.B. Nr. 1118) — einen  $Mi$  von 0,8, während bei 5 Schädeln aus Penzlin in Mecklenburg ( $13^\circ 6'$  östl. Länge [M.N.B.]) die  $Mi$ -Werte zwischen 0,7 und 0,9 schwanken. Ein nach Osten gerichtetes Anwachsen von  $Mi$  läßt sich auch aus den Zonen 6–9 nicht ableiten, wie deutlich daraus hervorgeht, daß die hohen Werte in Zone 9 von Igelu aus dem Rheinland (Kreis Düren [ $6^\circ 29'$  östl. Länge] und Albiheim in der Pfalz [ $8^\circ 6'$  östl. Länge] [alle M.N.B.]) stammen, die allerdings sämtlich noch ziemlich jung waren.

Bezüglich der Zone 6 möchte ich noch bemerken, daß sich in dem Material zwei Igel aus Gudhjem auf Bornholm (M.N.B. Nr. 44108/09) befinden, deren Schädel durchaus *Europaeus*-Charakter haben, bei beiden ist  $Mi = 0,7$ . Ich erwähne dies hier, weil wir uns später (S. 345) noch mit diesen Tieren etwas näher beschäftigen müssen.

Unter den Schädeln aus Sachsen (Zone 10) ist einer mit dem Index 1,1 (Z.M.D. Nr. 5302). Leider ist von ihm nur bekannt, daß er aus dem Freistaate Sachsen stammt — der nähere Fundort war nicht zu ermitteln (ich werde ihn daher nicht weiter berücksichtigen). Alle übrigen Schädel haben den *Europaeus*-Index. Die Streuung ist sehr erheblich. Auffällig ist, daß der sehr kleine  $Mi$  von 0,5 an einem Schädel (Z.M.D. Nr. 4663) von einem sehr östlichen Fundort — Helmsdorf bei Stolpen ( $14^\circ 5'$  östl. Länge) — gemessen wurde. Ein anderer Schädel gleicher Herkunft (Z.M.D. Nr. 4662) hatte einen  $Mi$  von 0,9. Bei 0,9 liegt ein deutliches Maximum. Die sächsischen Schädel haben also im allgemeinen einen recht hohen  $Mi$ , der in fünf Fällen sogar 1,0 erreicht.

Auch in Bayern (Zone 11) ist der Index sehr groß, überschreitet aber in keinem Falle die *Europaeus-Roumanicus*-Grenze. Eine geographisch bedingte Gesetzmäßigkeit ist auch hier nicht festzustellen. So wurde der kleinste Index von 0,7 an einem Schädel aus Tschirn bei Nordhalben in Oberfranken ( $11^\circ 27'$  östl. Länge) gemessen. Vom gleichen Fundort lagen aber auch Stücke mit den  $Mi$ -Größen 0,8, 0,9 und 1,0

vor (alle Z.S.M.). Der westlichste Fundort in Bayern war Kleinblankenbach im Spessart bei Schöllkrippen ( $9^{\circ} 15'$  östl. Länge). Der Mi dieses Schädels (S.St. Nr. 138) war 0,9.

Unter den Schädeln aus Österreich (Zone 12) finden wir einen, dessen Mi größer als 1,1 ist. Das Tier — ein ♀ — (M.N.B. Nr. 18165) stammt aus der Umgebung von Steyregg ( $14^{\circ} 22'$  östl. Länge). Es ist nun interessant, daß vom gleichen Fundort ein zweiter Schädel (M.N.B. Nr. 18167 ♂) vorliegt, dessen Mi nur 0,7 ist. Auf die zu diesen Schädeln gehörigen Felle werden wir weiter unten noch zu sprechen kommen. Die anderen österreichischen Schädel, deren Fundorte alle westlich von Steyregg liegen, haben kleine Mi-Werte und gehören dem *Europaeus*-Typus an.

Von besonderer Bedeutung für unser Problem ist die Provinz Brandenburg (Zone 13), weil hier beide Igelformen vorkommen, und weil von hier am meisten Material vorliegt. Unter den 61 untersuchten Schädeln haben 10 Mi-Werte, die größer als 1 sind — also für *Roumanicus* sprechen. Da ein Teil der Brandenburger Funde uns später noch

Tabelle 5.

Östl. Länge	Fundort	Mi	Sammlung und Nr.	Abb.
$12^{\circ} 2'$	Mansfeld b. Putlitz	0,9	M.M.B. 2171	8a
$13^{\circ} 18'$	Großbeeren	1,0	M.N.B. 28295	
$13^{\circ} 25'$	Berlin-Nordend	1,1	M.N.B. 24120	
$13^{\circ} 25'$	Berlin-Niederschönhausen	0,8	M.N.B. 37393	
$13^{\circ} 25'$	Berlin-Niederschönhausen	0,8	M.N.B. 36088	
$13^{\circ} 25'$	Berlin. Zoologischer Garten	1,0	M.N.B. 38382	8b
$13^{\circ} 38'$	Königswusterhausen	1,1	M.N.B. 37179	
$13^{\circ} 38'$	Königswusterhausen	1,0	M.N.B. 30384	8c
$13^{\circ} 38'$	Königswusterhausen	0,9	M.N.B. 38358	8d
$13^{\circ} 38'$	Königswusterhausen	0,7	M.N.B. 28224	
$14^{\circ} 12'$	Hasenfelde, Kreis Lebus	1,2	M.N.B. 38356	
$14^{\circ} 12'$	Hasenfelde, Kreis Lebus	1,0	M.N.B. 38357	
$14^{\circ} 15'$	bei Neu-Trebbin (Oderbruch)	1,4	M.N.B. 30963	
$14^{\circ} 15'$	bei Neu-Trebbin (Oderbruch)	1,3	M.N.B. 30968	
$14^{\circ} 15'$	bei Neu-Trebbin (Oderbruch)	1,2	M.N.B. 30967	
$14^{\circ} 15'$	bei Neu-Trebbin (Oderbruch)	1,2	M.N.B. 30969	
$14^{\circ} 15'$	bei Neu-Trebbin (Oderbruch)	1,1	M.N.B. 30966	
$14^{\circ} 15'$	bei Neu-Trebbin (Oderbruch)	1,0	M.N.B. 30964	
$14^{\circ} 15'$	bei Neu-Trebbin (Oderbruch)	0,9	M.N.B. 30965	
$14^{\circ} 33'$	Frankfurt a. O.	1,1	Dr. HEROLD IV. 06	
$15^{\circ} 54'$	Vietz, Neumark	1,2	M.N.B. 30393	
$15^{\circ} 17'$	Kernein b. Landsberg a. d. Warthe	0,9	M.M.B. 2245	

eingehend beschäftigen muß, gebe ich in Tab. 5 die Daten einiger der Schädel (nach den Fundorten von Westen nach Osten geordnet).

Aus der Zusammenstellung geht hervor, daß sowohl der westlichste als auch der östlichste Brandenburger Schädel einen  $Mi$  von 0,9 hat. Ferner sehen wir, daß mehrere Fälle vorliegen, in denen von Schädeln

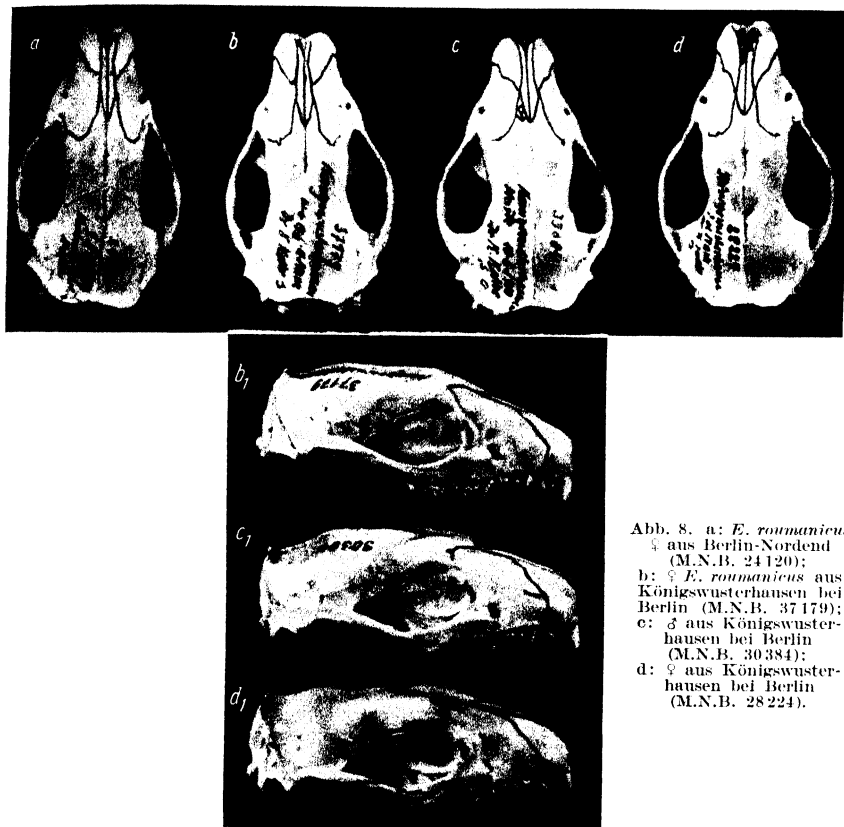


Abb. 8. a: *E. roumanicus* ♀ aus Berlin-Nordend (M.N.B. 24120);  
b: ♀ *E. roumanicus* aus Königswusterhausen bei Berlin (M.N.B. 37179);  
c: ♂ aus Königswusterhausen bei Berlin (M.N.B. 30384);  
d: ♀ aus Königswusterhausen bei Berlin (M.N.B. 28224).

gleicher Herkunft einige *Europaeus*-, andere *Roumanicus*-Werte ergaben. Am besten ist es bei den Neu-Trebbiner Schädeln zu sehen, unter denen alle Werte von 0,9 bis 1,4 vertreten sind. Leider sind zu diesen Schädeln keine Bälge vorhanden. Den Schädel aus Berlin-Nordend und drei der Königswusterhausener habe ich in Abb. 8 nebeneinandergestellt, um zu zeigen, wie an den gleichen oder benachbarten Fundorten alle Übergänge in bezug auf die  $Mi$ -Größe von *Roumanicus*-

zu *Europaeus*-Schädeln vorkommen können. Im einzelnen ist über die in Tab. 5 erwähnten Schädel noch manches zu sagen, worüber ich aber erst im Zusammenhang mit der Beschreibung der Bälge sprechen will (s. S. 347). Aus Tab. 4 sehen wir noch, daß bei den Brandenburgischen Schädeln des *Europaeus*-Typs die meisten Mi-Werte relativ hoch sind. Im ganzen lassen die Schädel der Zone 13 erkennen, daß in der Provinz Brandenburg ein Übergangs- oder Grenzgebiet zwischen *Europaeus* und *Roumanicus* liegt.

In der nächsten Zone, 14, in der ich Pommern, die Grenzmark und Polen zusammenfasse, finden wir *Europaeus*- und *Roumanicus*-Schädel. Der östlichste Fundort eines *Europaeus*-Schädels ist Alt-Jablonke bei Tirschtiegel an der jetzigen deutsch-polnischen Grenze (15° 52' östl. Länge, M.N.B. Nr. 24041). Der westlichste Fundort eines *Roumanicus*-Schädels ist Swinemünde (14° 16' östl. Länge, Dr. HEROLD IV. 1920). Ein *Roumanicus*-Schädel (M.N.B. Nr. 38362), der von einem jungen ♀ aus der Umgegend von Rewahl in Pommern (15° 2' östl. Länge) stammt, hat sogar einen Index von 1,5<sup>1)</sup>.

Die Betrachtung der Zone 15 zeigt, daß Schlesien auch ein Übergangsgebiet darstellt. 7 Schädel haben den *Europaeus*- und 9 den *Roumanicus*-Index. Von den 7 *Europaeus*-Schädeln stammen 4 aus Görlitz (15° östl. Länge) und 2 aus der Gegend des Riesengebirges (Lomnitz b. Hirschberg [15° 49' östl. Länge] und Ketschdorf a. d. Katzbach [15° 57' östl. Länge]) — also aus Westschlesien<sup>2)</sup>; einer (M.N.B. 22985) angeblich aus Proskau (17° 52' östl. Länge). Wie mir Herr Professor POHLE mitteilte, ist die letzte Fundortangabe (da von einem Händler stammend) aber nicht zuverlässig. Ich bin überzeugt, daß hier ein Irrtum vorliegt, da die anderen aus Ostschlesien stammenden Schädel (darunter 3 auch aus Proskau) deutlich dem *Roumanicus*-Typus angehören. Wie STEIN [63] gezeigt hat (dessen Material — 5 zusammengehörige Bälge und Schädel — in dem hier erwähnten mit enthalten ist), ist der östliche Teil Schlesiens (etwa östlich 17° östl. Länge) wohl sicher als reines *Roumanicus*-Gebiet anzusehen<sup>3)</sup>. Im Westen der Provinz sind die Verhältnisse komplizierter, worauf wir später zurückkommen werden.

<sup>1)</sup> S. Nachtrag S. 380 ff.

<sup>2)</sup> Diese Igel (M.N.B. Nr. 45030 und 45029) wurden mir durch die lebenswürdige Vermittlung von Herrn Dr. W. SCHAFF lebend übersandt.

<sup>3)</sup> Merkwürdig ist, daß PAX [42, S. 100] den Ostigel für Schlesien nicht angibt, trotzdem er sein Vorkommen dort für durchaus wahrscheinlich hält.

Aus Istrien<sup>1)</sup> (Zone 16) liegen mir 17 Igel vor, 6 aus Rovigno und seiner nächsten Umgebung, von denen 5 Mi-Werte zwischen 1,1 und 1,3 haben; bei dem sechsten (M.N.B. Nr. 18208) ist dieser Index 1,04, so daß man ihn wohl noch gerade zum *Europaeus*-Typ rechnen muß. Bei den 11 anderen, aus Valle südlich von Rovigno, haben 10 Werte zwischen 1,1 und 1,4 und einer einen Mi von nur 1,05. Die kranilogischen Verhältnisse lassen demnach vermuten, daß in Istrien ein Übergangsgebiet ist, was durch die Befunde an den Bälgen (s. S. 348) auch bestätigt wird.

Die übrigen Zonen (17–21) lieferten alle Schädel mit Mi-Werten größer als 1,1. Sie stellen also reine *Roumanicus*-Gebiete dar. Eine geographisch bedingte Bevorzugung einer bestimmten Indexgröße ist nicht zu bemerken. So weit die z. T. recht kleinen Zahlen ein Urteil zulassen, scheint der gemeinsame Mittelwert etwa zwischen 1,2 und 1,3 zu liegen.

Wenn wir das vorliegende Schädel-Material statistisch betrachten, so ergibt sich folgendes: Die Variationsreihe der Mi-Werte aus allen Schädeln mit Fundorten (Tab. 4 unterste Zeile und Abb. 9b) verhält sich grundsätzlich wie die aus dem Gesamtmaterial gewonnene (vgl. Tab. 3 und Abb. 9a). Auch hier liegt ein deutliches Maximum bei 0,8 und 0,9 und eines bei 1,2. Das Bild ändert sich aber etwas, wenn wir einen geogra-

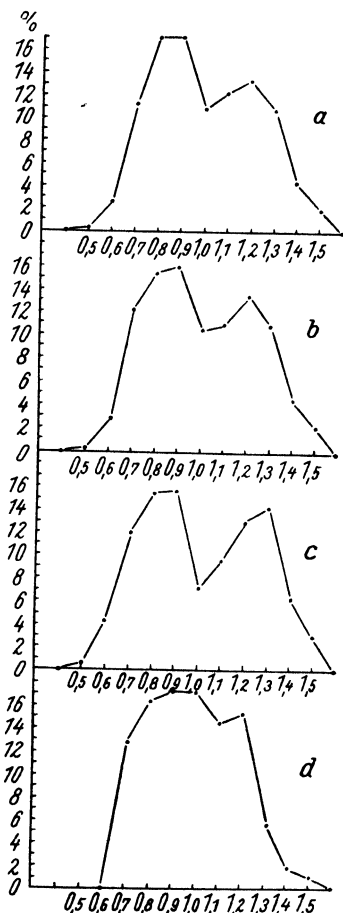


Abb. 9. Frequenzkurven der Mi-Werte. Abszisse: Mi-Werte; Ordinate: % des Vorkommens. a: Gesamtmaterial; b: Schädel mit Fundorten; c: *Europaeus*- und *Roumanicus*-Gebiete; d: Übergangsgebiete.

<sup>1)</sup> 8 dieser Igel verdanke ich den freundlichen Bemühungen von Herrn Professor A. STEUER und seinem Assistenten Herrn Dr. H. BYTINSKI-SALZ. Der letzte Herr war so liebenswürdig, mir die Mi-Werte und die Nummern der Bauchzeichnungen von 7 weiteren Igeln brieflich mitzuteilen.



phischen Gesichtspunkt einführen, nämlich die Mi-Werte der Übergangsgebiete (Zone 12–16) herausnehmen. Dann erhalten wir die Reihe:

	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	n
	1	9	25	32	33	15	20	27	30	13	6	211
%	0,5	4,3	11,8	15,2	15,6	7,1	9,5	12,8	14,2	6,2	2,8	

der die Kurve der Abb. 9c entspricht. Hier sehen wir, daß der Gipfelpunkt für *Roumanicus* nach 1,3 rückt. Dazwischen liegt ein tiefes Minimum bei 1,0.

Die Übergangs- oder Grenzgebiete allein (Zone 12–16) ergeben folgende Reihe:

	0,7	0,8	0,9	1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	n
	14	18	19	19	16	17	6	2	1	112
%	12,5	16,1	16,9	16,9	14,3	15,2	5,4	1,8	0,9	

Wie aus der Kurve (Abb. 9d) hervorgeht, werden die Maxima jetzt undeutlich. Die niedrigen Werte (0,5 und 0,6) fehlen ganz, während hohe Indices verhältnismäßig selten sind.

Die geographische Betrachtung des kranilogischen Merkmals meines Materials hat also ergeben, daß man in Europa zwei große Gebiete unterscheiden kann, in denen der Maxillareindex des Igels kleiner oder gleich 1,0 ist. Diese Gebiete umfassen in großen Umrissen: 1. Italien und die benachbarten großen Inseln, Großbritannien, Frankreich und die Schweiz, den Westen Deutschlands einschließlich Bayern und Sachsen, Schweden und Dänemark mit Bornholm. 2. Finnland und Nord-Rußland. In Kurland, Süd-Rußland, den Balkanstaaten, Südslavien, Ungarn, der Tschechoslowakei und Ostpreußen ist der Index 1,1 oder größer. Dazwischen liegt ein Bezirk, der sich politisch aus Istrien, Österreich, Schlesien, Polen, Grenzmark und Pommern, sowie der Provinz Brandenburg zusammensetzt, in dem beide Größenordnungen von Mi vertreten sind.

Wir können nun für die beiden Färbungsmerkmale — Bauch- und Kopfzeichnung — eine entsprechende Zusammenstellung nach geographischen Zonen machen wie für die Schädelmaße. Es ergeben sich dann die Tab. 6 und 7, die 2 Zonen, aus denen keine Schädel vorlagen (2a und 9a), mehr als Tab. 4 enthalten.

Man sieht, daß im großen und ganzen Übereinstimmung mit den Schädelmaßen besteht. Auch in bezug auf die Fellzeichnung sind die Zonen 1–11 als *Europaeus*- und die Zonen 17–21 als *Roumanicus*-Gebiete zu betrachten. Die dazwischen liegenden Zonen 12–16 sind

Tabelle 6.  
Bauchzeichnungen

Geographische Zonen	1	2	3	4	5	6	7	8	I	II	III	IV	V	VI	n
1. Sardinien . . . . .	1	1				1	1	2							6
2. Schottland . . . . .			2												2
2a. England . . . . .	1														1
3. Frankreich, Schweiz . . . . .	3				4	1									8
4. Italien (ohne Istrien), Korsika .	1	1	2	2			3	1							10
5. Hamburg, Eutin, Mecklenburg	1	3	1			1	1								7
6. Schweden, Dänemark, Born- holm . . . . .		1				1		6							8
7. Finnland . . . . .		1		1	3	2									7
8. Nord-Rußland . . . . .	1	2		2	1	1									7
9. Rheinland, Baden, Württem- berg . . . . .	4		4	3	1	1		1							14
9a. Holland . . . . .				2				2							4
10. Sachsen (Freistaat u. Provinz)	4	3	2	3	2	2	1								17
11. Bayern . . . . .	6	5	6	3	2	1									23
12. Österreich . . . . .					1										1
13. Provinz Brandenburg . . . . .	7	8		1	3	2	4	6	1			1	1	5	59
14. Pommern, Grenzmark, Polen .			4			3				2	4			4	17
15. Schlesien . . . . .				1	1	3	2			1	5	1	4		18
16. Istrien . . . . .								1			14		2		17
17. Tschechoslowakei . . . . .											5		1		6
18. Ostpreußen . . . . .									3		3		4		10
19. Südslawien, Ungarn . . . . .										3	4		6	2	15
20. Rumänien, Bulgarien, Griechen- land . . . . .									4		1	1	1	4	11
21. Süd-Rußland, Kurland . . . . .									1	2	5	6	5	1	20
	29	25	21	18	18	41	14	14	8	8	42	9	32	9	288

Übergangs- oder Grenzgebiete. Im einzelnen muß noch folgendes bemerkt werden: Wie wir gesehen haben (s. S. 339), waren die beiden Igel von Bornholm den Schädeln nach deutlich als *Europaeus* charakterisiert. Bei dem einen (Nr. 44108) stimmt die Fellzeichnung, die ich als 8c bestimmt habe, hiermit gut überein. Nr. 44109 zeigt nun aber auf der Unterseite ein gleichmäßig helles Grau — ein Brustfleck ist nicht zu erkennen —, so daß man fast versucht ist, das Bauchfell der Gruppe VI von *Roumanicus* zuzurechnen. Seine Kopfzeichnung (c) gehört aber zum *Europaeus*-Typ. Ich glaube, daß man auch diesen

Tabelle 7.  
Kopfzeichnungen

Geographische Zonen	a	b	c	d	e	f	g	h	i	A	B	C	D	E	F	G	H	n
1. Sardinien . . . . .		3				1												4
2. Schottland . . . . .			2															2
2a. England . . . . .		1																1
3. Frankreich, Schweiz . . .			9	1														10
4. Italien (ohne Istrien), Korsika . . . . .	1	1	1	1		1		1	2									8
5. Hamburg, Eutin, Mecklen- burg . . . . .	1	1	1		2		1	1										7
6. Schweden, Dänemark, Born- holm . . . . .			4		4													8
7. Finnland . . . . .	2	3			2	2												9
8. Nord-Rußland . . . . .	1	5			1													7
9. Rheinland, Baden, Württem- berg . . . . .	5	3	1	1	1				2									13
10. Sachsen (Freist. u. Prov.) .	2	2	6	1	1	4		1										17
11. Bayern . . . . .	2	5	6	1	2	3	3											22
12. Österreich . . . . .		1	1				1							2				5
13. Provinz Brandenburg . . .	3	5	26	2	3	5	1	3	2	1	1	1	1	2	1			57
14. Pommern, Grenzmark, Polen . . . . .			2				1			1	4		2					10
15. Schlesien . . . . .		2	1	1		1	1			1	3	2	5	1				18
16. Istrien . . . . .			1							2	1	1	2				3	10
17. Tschechoslowakei . . . . .										2	1		1	1			1	6
18. Ostpreußen . . . . .											4				5	1		10
19. Südslavien, Ungarn . . . .										2	1	1	2	1	1	5	2	15
20. Rumänien, Bulgarien, Grie- chenland . . . . .										6							5	11
21. Süd-Rußland, Kurland . . .										1	1	5	1	1	1	3	5	18
	17	32	61	8	16	17	8	6	6	16	16	10	14	8	8	9	16	268

Igel als *Europaeus* ansprechen muß, bei dem aber der Brustfleck so stark aufgehellt ist, daß er sich nicht mehr von dem Grau der übrigen Ventralseite abhebt.

In Zone 12 (Österreich) sind 2 Stücke mit der Kopfzeichnung E aufgezählt, die aus der Umgebung von Steyregg stammen. Leider sind bei beiden nur die Kopffelle und die Schädel vorhanden, so daß die Bauchzeichnungen nicht mehr feststellbar sind. Der Schädel des einen (M.N.B. Nr. 18165, s. S. 340) ist ein typischer *Roumanicus*-Schädel,

was mit der Kopfzeichnung E gut übereinstimmt. Bei dem zweiten (Nr. 18167) gehört der Schädel unzweifelhaft dem *Europaeus*-Typ an. Da die Kopfzeichnung E aber zur *Roumanicus*-Gruppe gehört, liegt hier wohl eine Übergangsform vor.

Besonderes Interesse beanspruchen die Igel aus der Provinz Brandenburg (Zone 13). Dies leuchtet allerdings aus Tab. 6 und 7 nicht ohne weiteres ein, so daß ich im einzelnen darauf eingehen muß. Die zu diesen Bälgen gehörigen Schädel sind in Tab. 5 mitenthaltend. Der dort aufgeführte Igel aus Großbeeren hat zwar einen Mi, der ihn zu *Europaeus* verweist, dem Fell nach ist er aber ein *Roumanicus* mit der Bauchzeichnung VI und dem Kopfmuster A. Das Tier aus Berlin-Nordend hat die Fellzeichnung III B (s. Abb. 6c), ist also, da sein  $Mi = 1,1$  (s. Abb. 8a) ist, als typischer *Roumanicus* anzusprechen. Anders steht es mit dem Niederschönhausener Stück Nr. 37393, bei dem der Mi von 0,8 und die Kopfzeichnung c für *Europaeus* sprechen, während die Unterseite der Gruppe IV — also dem *Roumanicus*-Typ — angehört, aber einen rundlichen dunklen Fleck ziemlich tief auf der Brust hat (Abb. 6g). Der andere Igel vom gleichen Fundort (Nr. 36088) ist ein *Europaeus* mit der Fellzeichnung 6c. Bei dem Fund aus dem Berliner Zoologischen Garten hat der Schädel zwar den *Europaeus*-Index, das Fell aber, das ich als V E bestimmte, gehört zu *Roumanicus*. Sehr bemerkenswert ist die Serie aus Königswusterhausen. Nr. 37179 ist ein typischer *Roumanicus* mit den Symbolen 1,1 VIE (s. Abb. 6e und 8b). Nr. 30384 (s. Abb. 6f und 8c) hat den *Europaeus*-Index 1,0, die Bauchzeichnung V und eine Kopfzeichnung, die Elemente beider Igelarten aufweist, und die ich in Abb. 5 mit der Bezeichnung J dargestellt habe. Nr. 38358 hat die Symbole 0,9 V d, zeigt also einen *Roumanicus*-Bauch und *Europaeus*-Kopf und -Mi. Der Königswusterhausener Igel Nr. 28224 endlich dessen Schädel deutliche *Europaeus*-Merkmale hat (s. Abb. 8d), läßt sich in bezug auf die Fellzeichnung in keine der beiden Gruppen stellen. Der Bauch ist ziemlich dunkel, und es geht von ihm ein nicht sehr klarer dunkler Streifen nach vorn zur Brust, ähnlich wie bei *Europaeus*-Typ 4. Andererseits ist die Brust und die Kehle aber weiß, und die letzte zeigt in der Mitte eine Verdunklung, die dem bei *Roumanicus* häufig vorkommenden Kehrling (siehe Abb. 4 III) ähnelt (s. Abb. 6h). Bei der ziemlich diffusen Kopfzeichnung schwankt das Urteil zwischen B und e, also auch zwischen *Roumanicus* und *Europaeus*. Von den Hasenfelder Igeln ist einer (Nr. 38356) ein typischer *Roumanicus* (1,2 V C), der andere ein typischer *Europaeus* (1,0 7c). Von den Tieren aus Neu-Trebbin, Frankfurt a. O. und Vietz

liegen nur Schädel vor. Die übrigen Igel dieser Zone sind sowohl nach Schädelbau als nach Fellzeichnung der *Europaeus*-Gruppe zuzurechnen. Unter den 82 im ganzen untersuchten Brandenburger Igelindividuen gehörten also 66 dem *Europaeus*-Kreise und 10 dem *Roumanicus*-Kreise an, während 6 als Zwischenformen zu bezeichnen waren. Dabei ist aber zu bedenken, daß von einem Teil der Tiere (22) nur die Schädel und von einigen (20) nur die Bälge untersucht werden konnten. Unsere an den Schädeln gemachte Feststellung, daß die Provinz Brandenburg ein Übergangs- oder Grenzgebiet ist, wird also durch die Felluntersuchung bestätigt<sup>1)</sup>.

Das gleiche gilt für die drei nächsten Zonen (14–16), in denen sich auch Felle beider Igel-Typen vorfanden. Übergangsformen waren in meinem Material aus diesen Gebieten nicht festzustellen<sup>2)</sup>.

Die fünf letzten Zonen (17–21) endlich erwiesen sich sowohl bezüglich der Felle als auch der Schädel als reine *Roumanicus*-Gebiete.

Aus den Tab. 6 und 7 (wie auch schon aus Tab. 2) läßt sich noch ablesen, welche Bauch- und Kopfzeichnungen am häufigsten vorkommen. Es ergibt sich, daß bei *Europaeus* die Bauchzeichnung 6 und die Kopfzeichnung c am meisten, Bauchzeichnung 1 und 2 und Kopfmuster b verhältnismäßig auch häufig auftritt. Bei *Roumanicus* kommen die Bauchzeichnungen III und V bei weitem am häufigsten vor. Unter den Kopfzeichnungen sind A, B, D und H die gewöhnlichsten.

## VI. Die Verbreitung der europäischen Igel.

Nachdem nun das Nötige über die Unterscheidungsmerkmale unserer beiden Igelformen und die geographische Verbreitung des von mir untersuchten Materials gesagt worden ist, können wir daran gehen, die Verbreitungsgrenzen von *Erinaceus europaeus* und *E. roumanicus* in Europa festzustellen.

Da mein Material nicht genügend groß ist und mir aus manchen europäischen Ländern überhaupt keine Igel vorlagen, berücksichtige ich auch die Fundortangaben aus der Literatur. Dies ist natürlich

<sup>1)</sup> S. Nachtrag S. 381.

<sup>2)</sup> Aus Istrien (Zone 16) lag mir ein Igel mit der Bauchzeichnung 8 und dem Kopfmuster c vor. Es ist das auf S. 343 erwähnte Tier mit dem Mi von 1,04, das somit also als *Europaeus* zu bestimmen ist. Alle übrigen sind den Fellen nach deutlich als zu *Roumanicus* gehörig gekennzeichnet, auch der Igel mit dem Index 1,05, der die Bauchzeichnung III aufwies. Da ich ihn aber nicht selbst gemessen habe (s. Anm. 3 auf S. 343), wage ich es nicht, ihn als Übergangsform anzusehen.

unerläßlich, um ein möglichst abgerundetes Bild von der Verbreitung der Igel zu erhalten. Andererseits ergeben sich daraus auch einige Schwierigkeiten. Die Fundortangaben mancher Autoren sind so oberflächlich, daß man wenig damit anfangen kann. Ältere Angaben über Gebiete, in denen beide Igelarten vorkommen können, sind nicht verwertbar, da aus ihnen nicht hervorgeht, welche der beiden Formen gemeint ist. Auch in neueren Arbeiten wird z. T. nicht zwischen *E. europaeus* und *roumanicus* unterschieden, sondern nur schlechthin vom „Igel“ gesprochen. Manchmal werden weit auseinander liegende Stellen als Fundorte einer Art angeführt und dann gesagt, daß die gleiche Art in dem dazwischen gelegenen Gebiet auch vorkommt, ohne daß bestimmte Orte oder gut definierte Grenzen dieses Gebietes namhaft gemacht werden. Zuweilen sind die angegebenen Fundorte auch trotz eifriger Bemühung auf keiner Karte und in keinem geographischen Nachschlagewerk zu finden, oder es gibt in derselben Gegend zwei gleichnamige Orte, unter denen man sich aussuchen kann, welcher als Fundort gemeint war, u. dgl. m.

In die Karte der Tafel 2 habe ich daher nur solche Fundorte eingezeichnet, die mir zuverlässig erschienen. Die Arbeiten, aus welchen ich Fundorte entnommen habe, sind in dem Literaturverzeichnis mit \* gekennzeichnet. Entsprechend meinen Ausführungen auf S. 322 ff. bezeichne ich die verschiedenen von den Autoren angegebenen Unterarten nicht besonders, sondern unterscheide nur zwischen Igelu des *Europaeus*- und des *Roumanicus*-Kreises. *E. concolor* und *nesiotes* rechne ich — wie schon ausgeführt (S. 321 ff.) — zum *Roumanicus*-Kreis. Als Zeichen für *Roumanicus* wählte ich ein Quadrat (□) und für *Europaeus* einen Punkt (●). Die der Literatur entnommenen Fundorte sind durch einen nach unten weisenden kurzen Strich (□, ●) gekennzeichnet. Solche Fundorte sind 246 eingezeichnet, während sich aus meinem Material 161 ergaben. Wenn sich beide decken, ist das Symbol für den Literaturfundort genommen. Fundorte von Übergangsformen sind durch ? markiert.

Ein Blick auf die Karte läßt erkennen, daß die westeuropäischen Länder: Portugal, Spanien<sup>1)</sup>, Großbritannien, Frankreich<sup>1)</sup>, Belgien, Holland<sup>2)</sup>, Luxemburg und die Schweiz reine *Europaeus*-Gebiete sind. Auch die Länder nördlich von Deutschland: Dänemark (einschließlich

<sup>1)</sup> Hier wurde auch gelegentlich *Aethechinus algirus* gefunden (s. S. 315).

<sup>2)</sup> Fundorte aus Holland verdanke ich Herrn Dr. J. H. SCHUURMANS-STEKHOVEN.

Bornholm), Schweden und Norwegen sind — soweit es dort überhaupt Igel gibt — von *E. europaeus* bewohnt. In dem Hauptteil von Italien (einschließlich Sizilien, Sardinien und Korsika) ist ebenfalls dieser Igel vertreten. Von Korsika lag wohl MILLER kein Material vor; er versieht diesen Fundort wenigstens mit einem Fragezeichen. Im Berliner Museum für Naturkunde sind 1 Schädel und 1 junger Igel von dieser Insel, aus Corbara, Arr. Calvi (Nr. 29592 und 29591), die nach Schädelmaßen und Fell sicher zu *Europaeus* zu rechnen sind (0,8 und 0,84 h). Im Osten Italiens, in Istrien, kommen dann beide Arten nebeneinander vor, wie die Funde aus Rovigno und Umgebung zeigen. DAL PIAZ [6, S. 83] erwähnt *E. europ. italicus* aus Buie im Nordteil dieser Halbinsel.

Wenn wir jetzt von Süden nach Norden aufsteigen, so sehen wir, daß der Westen von Österreich von *Europaeus* bevölkert wird. Der östlichste Fundort von Braunbrustigeln aus meinem Material liegt bei Wels in Oberösterreich (14° 2' östl. Länge, M.N.B. Nr. 38366 und 38367). Nur wenig weiter östlich, bei Steyregg (14° 22' östl. Länge) finden wir dann einen *Roumanicus* und ein als Übergangsform anzuschendes Stück (s. S. 346/47). Es ist nun bemerkenswert, daß WETTSTEIN [70, S. 148/49<sup>1)</sup>] einen Igel aus Leonding bei Linz (14° 18' östl. Länge) — also aus derselben Gegend — beschreibt, dessen Schädel er als *Roumanicus* bestimmt; von dem Fell schreibt er: „Unterseits einfarbig weißlich gelb. die Seiten und ein undeutlicher Fleck auf der Brust mehr bräunlich.“ Der Balg zeigt also die verdunkelte Brust, das wichtigste Merkmal für *Europaeus*. Ich glaube, es ist nicht daran zu zweifeln, daß es sich hier um eine Übergangsform handelt (s. auch [63, S. 243]). Der westlichste Fundort von *Roumanicus* aus Österreich ist Kremsmünster (14° 7' östl. Länge), von wo WETTSTEIN [70, S. 148] ein junges Weibchen vorlag. Aus den mehr östlichen Gebieten wird dann nur der Weißbrustigel gemeldet. Von Interesse ist es, daß WETTSTEIN [70, S. 149] am Mittersee bei Lunz (15° 2' östl. Länge) in 800 m Höhe eine alte Igelin fing, die wohl sicher zu *Roumanicus* gehörte, aber außer durch sehr geringe Schädellänge vor allem dadurch auffiel, daß die Unterseite einfarbig dunkelbraun mit einzelnen silberweißen Haaren durchsetzt war. Der Autor vermutet, daß es sich vielleicht um ein durch das Leben an der oberen Verbreitungsgrenze bedingtes Zwergexemplar handelt. Aus den

<sup>1)</sup> WETTSTEIN erwähnt hier auch einen Igel aus Hallein (13° 6' ö. L.) bei Salzburg mit *Europaeus*-Schädel, dessen Artzugehörigkeit er vorsichtigerweise offen läßt, da ihm das Tier für eine sichere Bestimmung zu jung erscheint. Wie schon STEIN [63, S. 245] bemerkt, handelt es sich hierbei sicher um einen Angehörigen der *Europaeus*-Gruppe.

aus Österreich vorliegenden Fundorten geht also hervor, daß hier die Grenze zwischen den beiden Arten etwa zwischen  $14^{\circ}$  und  $14^{\circ} 30'$  östl. Länge verläuft. WETTSTEIN [70, S. 148] vermutet sie zwischen Salzburg und Linz, was damit ganz gut übereinstimmt, wenn wohl auch anzunehmen ist, daß *Roumanicus* nicht mehr weit nach Westen über Kremsmünster hinaus vordringen dürfte, da ja von Wels schon typische *Europaeus*-Stücke vorliegen.

Aus der Tschechoslowakei ist nur *Roumanicus* bekannt. Der westlichste Fundort (M.N.B. Nr. 17836) liegt im Böhmerwald bei Tachau ( $12^{\circ} 38'$  östl. Länge). Südwestlich dieses Gebirges in Bayern scheint dann ausschließlich *Europaeus* vorzukommen. Leider fehlen mir Angaben aus dem Bayrischen Wald und dem Gebiet zwischen diesem und der Donau. Man kann aber wohl annehmen, daß die Böhmisches-Bayrisches Waldgebirge die Grenze zwischen den beiden Arten bilden. Aus ganz Süd-Deutschland — Bayern, Baden, Württemberg und dem Rheinland — liegen nur Fundorte von *Europaeus* vor.

Die Grenze der tschechischen Igel gegen Nordwesten bildet das Erzgebirge. In Haida ( $14^{\circ} 33'$  östl. Länge) in Nord-Böhmen (s. [35, S. 129]) und in Teplitz ( $13^{\circ} 49'$  östl. Länge) am Südosthang des Erzgebirges (L.H.B. 83) wurde *Roumanicus* gefunden, während jenseits des Kammes in Sachsen südlich und westlich von Dresden schon *Europaeus* vorkommt. So liegen mir Braunbrüstigel aus Malter ( $13^{\circ} 40'$  östl. Länge) am Nordhang des Erzgebirges vor (Z.M.D. Nr. 6808) und aus Helmsdorf ( $14^{\circ} 3'$  östl. Länge) bei Stolpen (Z.M.D. Nr. 4662 und 4663). Auch das ganze übrige Sachsen<sup>1)</sup>, sowohl Freistaat wie Provinz, werden von *Europaeus* bewohnt; desgl. Braunschweig und Hessen.

Den Westen von Norddeutschland besiedelt *Europaeus*. Er wird von den Inseln der Nordsee und der westlichen Ostsee gemeldet (s. [36]). Allerdings soll er auf den nordfriesischen Inseln erst durch den Menschen eingeschleppt sein. Auf dem Festland von Schleswig-Holstein soll er häufig sein. In meinem Material finden sich Stücke aus Hamburg, Eutin und aus einigen mecklenburgischen Orten, die alle zum *Europaeus*-Kreise gehören.

Durch Pommern geht eine Grenze, und zwar scheint sie durch den Unterlauf der Oder gebildet zu werden. So ist bei Greifswald ( $13^{\circ} 23'$  östl. Länge) *Europaeus* zu Hause (M.N.B. Nr. 44279 und M.M.B. 1230), während östlich des Mündungsgebietes der Oder nicht weit von dem Diwenow-Ausfluß, bei Rewahl ( $15^{\circ} 2'$  östl. Länge) im Kreise Belgard

<sup>1)</sup> Den einen Schädel ohne näheren Fundort aus Sachsen (s. S. 339) lasse ich außer acht, da seine Herkunft zu unsicher ist.



der Weißbrustigel vorkommt (M.N.B. Nr. 38362 bis 38364), wie auch im übrigen Hinterpommern. Auf der Insel Usedom gibt es beide Formen. Wie schon erwähnt (s. S. 342), besitzt Herr Dr. HEROLD einen *Roumanicus*-Schädel aus Swinemünde. Ferner teilte er mir brieflich mit, daß im Sommer und Herbst 1933 3 Igel gleicher Art (alle Bauchzeichnung III) und 4 *Europaeus* (alle Bauchzeichnung 3) dort gefunden wurden. Etwa 5 km westlich von Swinemünde, bei Ahlbeck und Heringsdorf, habe ich selbst nur *Europaeus* gefangen.

Bemerkenswert ist das Vorkommen des Igels auf der Greifswalder Oie (einer kleinen Insel in der Ostsee, die 10 km von der Insel Usedom und 13 km von der Insel Rügen entfernt ist). Nach den Angaben des dortigen Domänenpächters, Herrn HALLIGER, ist der Igel ursprünglich auf der Insel nicht heimisch gewesen. Er soll vor etwa 12 Jahren dort ausgesetzt worden sein. 1925 wurde aber nur noch ein totes Exemplar gefunden. In den nächsten beiden Jahren hat Herr HALLIGER 14 Igel ausgesetzt, die z. T. aus der Greifswalder Gegend stammten (2 ♀ mit je 5 Jungen aus Spandowerhagen), z. T. von der Insel Rügen (2 Igel). In wenigen Jahren haben sich die Igel sehr stark vermehrt, so daß ihre Kopfzahl jetzt (Sommer 1933) auf etwa 100 geschätzt wird. Leider gelang es mir nicht während meines nur 2stündigen Aufenthaltes auf der Insel Igel zu Gesicht zu bekommen. Ich zweifle aber nicht daran, daß die Oie-Igel zum *Europaeus*-Kreis gehören, was nach ihrer Herkunft ziemlich sicher ist und auch mit der Beschreibung von Herrn HALLIGER übereinstimmt<sup>1)</sup>.

Komplizierter liegen die Verhältnisse in der Provinz Brandenburg und der Grenzmark. Die Prignitz und das West-Havelland dürften reine *Europaeus*-Gebiete sein. Auch aus Potsdam und der Umgebung von Spandau habe ich Braunbrustigel erhalten. In Berlin (13° 25' östl. Länge) und seiner näheren Umgebung kommen aber nicht nur typische Angehörige des *Europaeus*- und *Roumanicus*-Kreises vor, sondern auch Übergangsformen. Östlich von Berlin ist eine ziemlich breite Zone, in der beide Arten nebeneinander gefunden werden. Dies Gebiet erstreckt sich etwa bis zur Oder, über die es aber nach Osten noch etwas hinausreicht, wie der *Europaeus*-Fund bei Kernein (15° 17' östl. Länge) südöstlich von Landsberg a. d. Warthe in der Neumark (M.M.D. A III, 2245) und das Stück aus Alt-Jablonke (15° 52' östl. Länge) an der deutsch-polnischen Grenze zeigen. Aus Polen ist dann nur *Roumanicus* bekannt. Der westlichste Fundort des Weißbrustigels aus dieser Gegend, von dem wir bisher aus der Literatur wußten, ist Plietnitz (16° 48' östl. Länge) bei Deutsch-Krone [63]. Die Grenze zwischen den beiden Arten ist also hier sehr wenig scharf. Das ist auch bei der Beschaffenheit des Geländes in dieser flachen Gegend nicht so verwunderlich. Es fehlen größere Höhenzüge, die Wanderungen der Igel behindern könnten.

<sup>1)</sup> S. Nachtrag S. 380 ff.

Die Oder dürfte hier, wo sie z. T. in kleine Arme und Altwässer aufgelöst ist, kein unüberwindliches Hindernis bilden. Im Hinblick hierauf beanspruchen vielleicht die Schädel aus Neu-Trebbin im Oderbruch, die alle Übergänge von *Europaeus*- zum *Roumanicus*-Typ aufweisen, besonderes Interesse.

Südöstlich der Provinz Brandenburg gibt es in Schlesien *Europaeus* in Görlitz (15° östl. Länge) und auch noch weiter östlich in der Gegend von Hirschberg am Nordosthange des Riesengebirges (15° 49' und 15° 57' östl. Länge) (s. S. 342). Ja, er geht sogar noch viel weiter nach Osten. Herr Professor W. ARNDT schickte mir ein lebendes ♂ aus Landeshut (16° 2' östl. Länge), und Herr G. STEIN berichtete mir von einem *Europaeus*-Fund bei Obernigk (16° 55' östl. Länge) unweit Breslau. Andererseits teilte mir Herr STEIN aber auch mit, daß er bei Obernigk einen einwandfreien *Roumanicus* beobachtete; und es liegt mir ein Weißbrustigel aus Rabishau (15° 27' östl. Länge) im Isergebirge vor (M.N.B. Nr. 38369), also von einer Stelle, die östlich des ersten und westlich der vier letzten Fundorte gelegen ist<sup>1)</sup>. Die Grenze ist hier also wenig scharf. Bei allen übrigen schlesischen Igeln handelt es sich (bis auf ein fragliches Stück aus Proskau, von dem auf S. 342 schon die Rede war) um typische Angehörige des *Roumanicus*-Kreises.

Die einzige preußische Provinz, die sicher ein reines *Roumanicus*-Gebiet darstellt, ist Ostpreußen einschließlich Danzig (s. [28, 29]).

Die außerdeutschen Länder, aus denen nur der Weißbrustigel bekannt ist, sind: Außer Polen und der Tschechoslowakei, die schon erwähnt waren, Ungarn, Rumänien, Bulgarien, Südslavien (auch von der Insel Uglian gegenüber Zara in der Adria liegen Funde vor [M.N.B. Nr. 35888/89]) und Griechenland. Auf einigen der griechischen Inseln sind auch Angehörige der *Roumanicus*-Gruppe gefunden worden: so auf Korfu und Kephallonia [35], Skyros (M.N.B. Nr. 38365), Kreta ([35] und M.N.B. Nr. 33901/02) und Rhodos [14].

Kompliziert und eigenartig ist die Verbreitung der Igel in Rußland, deren Aufklärung wir hauptsächlich OGNEW verdanken, der seine neuesten Ergebnisse in einer Kartenskizze zusammenfaßt (s. [40]). Der Süden wird von Angehörigen des *Roumanicus*-Kreises bewohnt. So findet man Weißbrustigel in der Ukraine, auf der Krim und im Kaukasus bis zum Kaspischen Meer. Zwischen dem Asowschen und dem Kaspischen Meere und nördlich von diesem Gebiet bis etwa zum 50. Breitengrad kommt er hier gemeinsam mit dem Ohrenigel (*Hemi-*

<sup>1)</sup> S. Nachtrag S. 381.

*echinus*) vor. *Roumanicus* geht aber dann viel weiter nach Norden, wo er schließlich mit *Europaeus* zusammentrifft. Die Grenze zwischen diesen beiden Igelarten verläuft in Rußland etwa von Westen nach Osten und folgt ungefähr dem 55. Breitengrad. Sie ist nicht ganz scharf, wie auf Taf. 2, namentlich in der Gegend von Moskau, zu sehen ist. Der südlichste Fundort von *Europaeus* ist im Kreis Surasch (die Stadt Surasch liegt bei 32° 22' östl. Länge und 53° 1' nördl. Breite) im Gouvernement Tschernigow, wo er zusammen mit *Roumanicus* vorkommt. Die nördlichsten Stellen, von denen OGNEW den Weißbrustigel angibt, sind Moskau (37° 37' östl. Länge und 55° 45' nördl. Breite), Kurmisch (46° 2' östl. Länge und 55° 50' nördl. Breite) im Gouvernement Simbirsk<sup>1)</sup> und Kasan (49° 10' östl. Länge und 55° 50' nördl. Breite). An den südöstlichen Abhängen des Ural soll er häufig sein, während im Norden dieses Gebirges *Europaeus* lebt, der nach OGNEW wohl nicht südlicher als bis Jekaterinburg (60° 39' östl. Länge und 56° 50' nördl. Breite) geht.

Wenig geklärt ist die Grenze der beiden Arten im Ostseegebiet und im Nordwesten Rußlands. OGNEW vermutet, daß sie in großen Zügen auf der Linie Kowno-Smolensk, d. h. ungefähr zwischen dem 54. und 55. Breitengrad, verläuft und zeichnet sie auch so in seine Karte ein. In Livland, Estland und Kurland soll noch *Europaeus* vorkommen. Der Balg eines jungen Igels aus dem Zoologischen Museum von Helsingfors (Nr. 838), den ich untersuchte, und der wahrscheinlich aus Estland stammte, gehörte sicher zum *Europaeus*-Typ (8f). Es liegen mir nun aus dem Museum für Naturkunde in Berlin 5 Bälge und 5 Schädel (Nr. 22683, 22937, 23011, 23013, 25277, 25819) vor, die in der Umgebung von Friedrichstadt (24° 55' östl. Länge und 56° 31' nördl. Breite) in Kurland gesammelt wurden. Alle gehören ganz sicher zum *Roumanicus*-Kreis. Dadurch wird ersichtlich, daß die Grenze nördlicher verlaufen muß, als OGNEW vermutet. Man kann vielleicht annehmen, daß die Düna hier die Verbreitungsgebiete der beiden Arten scheidet.

In seinem 1909 erschienenen Werk über die Säugetiere Kur-, Liv- und Estlands [17] zählt v. GREVÉ eine große Menge von Igelfundorten auf. Der Autor

<sup>1)</sup> Bei Simbirsk sollen nach SKALOM [61] beide Igelarten vorkommen. Der Autor gibt einige Schädelmaße von Material aus dem Tomsker Museum. Für einen *Roumanicus* (*danubicus*) war danach das Verhältnis zwischen der Sutura maxillo-intermaxillaris und der Länge des Oberkiefers 1,1, was ganz den Erwartungen entspricht. Bei einem vom Autor als *E. europaeus* bezeichneten Stück war dies Verhältnis auf der einen Seite 1,2 und auf der anderen 1,1. Den Schädelmaßen nach kann es sich hier also wohl kaum um *Europaeus* gehandelt haben. Über die Bauchzeichnung sagt der Autor nichts.

spricht nur von *E. europaeus*. Man kann wohl annehmen, daß ihm über das Vorkommen zweier Igelarten in Nordost-Europa nichts bekannt war und er deshalb nicht darauf geachtet hat, ob in seinem Untersuchungsgebiet auch *Roumanicus* auftritt. Ich habe daher in die Karte der Taf. 2 nur die nördlich der Düna gelegenen Fundorte von GREVÉ eingezeichnet, und zwar mit den Symbolen für *Europaeus*.

In Finnland endlich kommt nur *Europaeus* vor, wie meine Untersuchungen an den finnischen Igeln des Zoologischen Museums von Helsingfors ergaben (8 Bälge und 6 Schädel von 6 Fundorten).

### VII. Die Nordgrenze des Igels in Europa.

Nach OGNEW ist die Nordgrenze des Verbreitungsgebietes von *Erinaceus europaeus* in Rußland beim 62. Grad nördl. Breite. Der nördlichste Fundort, den der Autor im Westen Rußlands angibt, ist Schokscha ( $34^{\circ} 55'$  östl. Länge und  $61^{\circ} 23'$  nördl. Breite) am Onega-See. Im Osten Rußlands gibt er den Kreis Werchoturusk im Ural als nördlichsten Fundort an, was mit einer Angabe SATUNINS [47] übereinstimmt. Die Grenze liegt hier also ungefähr auf dem 59. Breitengrad (die Stadt Werchoturusk liegt bei  $60^{\circ} 48'$  östl. Länge und  $58^{\circ} 50'$  nördl. Breite). Die Grenze steigt von Osten nach Westen gegen Norden auf. Der nördlichste Fundort der von mir bearbeiteten finnischen Igel war Hattula, das bei  $24^{\circ} 26'$  östl. Länge und  $61^{\circ} 6'$  nördl. Breite liegt. In Schweden soll der Igel bis zum 63. Breitengrad hinaufgehen. Wie mir Herr Professor LÖNNBERG liebenswürdigerweise brieflich mitteilte, ging der Igel ursprünglich nach Norden nicht über den Dalelf hinaus. Es sollen aber sekundär vom Menschen Igel auch in nördlicheren Teilen Schwedens eingeführt worden sein. Der Dalelf fließt von Nordwesten nach Südosten etwa zwischen dem 62. und 60. Grad nördl. Breite. Die natürliche Nordgrenze des Igels in Schweden wäre demnach ungefähr bei  $62^{\circ}$  anzunehmen. Der nördlichste Fundort meines Materials aus Süd-Schweden ist Bjursås ( $15^{\circ} 29'$  östl. Länge und  $60^{\circ} 43'$  nördl. Breite (M.N.B. Nr. 24538) bei Gryskbo in Dalarne. Der nördlichste Igelfundort überhaupt dürfte durch einen Schädel aus Luleå ( $22^{\circ} 10'$  östl. Länge und  $65^{\circ} 36'$  nördl. Breite) dargestellt werden, den mir Professor LÖNNBERG übersandte (N.R.S. Nr. 237). Nach dem oben Gesagten muß es sich hierbei aber wohl um ein vom Menschen eingeführtes Stück oder um den Nachkommen eines solchen handeln.

### VIII. Die *Europaeus-Roumanicus*-Grenzen in Europa.

Wie wir aus den vorhergehenden Ausführungen sehen, gibt es in Europa zwei Grenzen zwischen den beiden Igelarten, die wir jetzt

einigermaßen genau angeben können (s. Abb. 10). Die eine verläuft im großen und ganzen in nord-südlicher Richtung. Im Norden beginnt sie mit dem Unterlauf der Oder, dem sie etwa bis zu dem Oderknick in der Höhe von Eberswalde folgt. Dann wird sie unscharf und zieht nach Süden auf das Iser- und Riesengebirge zu. Hier biegt sie nach Südwesten aus und folgt dem Kamme des Erzgebirges. Dann knickt



Abb. 10. Ungefähre Verbreitung von *E. europaeus* in Europa (gepunktet). x x x x x Eiszeitränder zur Zeit der stärksten Vereisung. - - - - Jahresisothermen. ——— Nördliche Verbreitungsgrenze der Elche in der Jetztzeit.

sie in der Gegend des Fichtelgebirges nach Südosten, um dem Zuge der bayrisch-böhmischen Gebirge zu folgen, bis sie in der Gegend von Linz auf die Donau stößt. Von hier verläuft sie dann wahrscheinlich ziemlich nordsüdlich nach Istrien. In ganz groben Zügen liegt die Grenze also etwa zwischen dem 14. und 16. Grad östl. Länge; bis zu einer dreieckigen Ausbuchtung nach Westen, die etwa zwischen dem 48. und 51. Grad nördl. Breite liegt, und deren Spitze sich westlich bis etwa 12° 30' östl. Länge erstreckt. Dann verläuft sie weiter nach Süden etwa auf dem 14. Grad östl. Länge.

Die zweite Grenze zieht sich in westöstlicher Richtung hin. Sie beginnt im Ostsee-Gebiet wohl an der Mündung der Düna, an der sie bis etwa zum 55. Grad nördl. Breite entlang läuft, um diesem Breitengrad nach Osten bis zum Ural zu folgen. Zwischen dem 32. und 33. östlichen Längengrad sendet sie eine Spitze nach Süden bis etwa zum 53. Grad nördl. Breite.

### IX. Die Übergangsformen und die Grenzgebiete.

Bei der ganz überwiegenden Mehrzahl der von mir untersuchten Igel war ohne Schwierigkeiten zu erkennen, ob das betreffende Tier dem *Europaeus*- oder dem *Roumanicus*-Typus angehörte. Unter den 202 zusammengehörigen Bälgen und Schädeln, die durch meine Hände gegangen sind, befanden sich nur 7 = 3,5% Individuen, die Merkmale beider Igelarten in sich vereinigten. Unter den einzelnen Schädeln und Bälgen können sich natürlich auch solche Zwischenformen befunden haben, was aber nicht festzustellen war. Aus der Literatur ist mir nur ein einziger Fall — der WETTSTEINSche Igel aus der Gegend von Linz — bekannt, bei dem es sich wohl um eine Übergangsform gehandelt hat. Es ist also ganz deutlich, daß solche Übergänge nur recht selten auftreten.

Die Merkmale dieser fraglichen Igel wurden schon geschildert (s. S. 347, 350 ff.). Ich will jetzt nur noch einmal daran erinnern, daß 6 von ihnen in oder bei Berlin (Königswusterhausen 3, Berlin-Niederschönhausen 1, Berlin Zoologischer Garten 1, Großbeeren 1) und 2 in der Umgebung von Linz (Leonding und Steyregg) gefunden wurden. Sowohl Berlin als auch Linz liegen aber in den Grenzgebieten der Verbreitungsareale von *Europaeus* und *Roumanicus*, und wir haben gesehen, daß an diesen Orten oder ganz in ihrer Nähe sowohl der Braunbrust- als auch der Weißbrust-Igel in typischen Exemplaren vorkommt. Man kann daher mit ziemlich großer Sicherheit vermuten, daß diese Übergangsformen Bastarde der beiden Arten sind. Den Beweis für diese

Annahme kann natürlich nur das Kreuzungsexperiment bringen, das auch STEIN [63, S. 243] zur Entscheidung dieser Frage fordert. Ich habe daher in diesem Sommer (1933) einige Kreuzungen zwischen dem Äußern nach typischen Braunbrust-Igeln aus reinen *Europaeus*-Gebieten (Rheinland und Provinz Sachsen) und Weißbrust-Igeln aus reinen *Roumanicus*-Gebieten (Tschechoslowakei und Ostpreußen) angesetzt, die aber leider bisher ohne Ergebnis geblieben sind<sup>1)</sup>.

Vorläufig stelle ich die Merkmale der bekannten Übergangsformen noch einmal zusammen:

Fundort	Bezeichnung	Schädel (Mi)	Bauch	Kopf
Königswusterhausen	M.N.B. 30384	<i>europ.</i> (1,0)	<i>roum.</i> (V)	? (J)
Königswusterhausen	M.N.B. 28224	<i>europ.</i> (0,7)	<i>roum.</i> ? — <i>europ.</i> ? (III ?) (4 ?)	? (B ? e ?)
Königswusterhausen	M.N.B. 38358	<i>europ.</i> (0,9)	<i>roum.</i> (V)	<i>europ.</i> (d)
Niederschönhausen .	M.N.B. 37393	<i>europ.</i> (0,8)	<i>roum.</i> (IV)	<i>europ.</i> (c)
Zool. Garten Berlin	M.N.B. 38382	<i>europ.</i> (1,0)	<i>roum.</i> (V)	<i>roum.</i> (E)
Großbeeren . . . . .	M.N.B. 28295	<i>europ.</i> (1,0)	<i>roum.</i> (VI)	<i>roum.</i> (A)
Steyregg . . . . .	M.N.B. 18167	<i>europ.</i> (0,7)	—	<i>roum.</i> (E)
Leonding . . . . .	WETTSTEIN	<i>roum.</i>	<i>europ.</i>	—

Das Material ist selbstverständlich viel zu klein und unsicher in seiner Herkunft, um — unter der Annahme, daß es sich wirklich um Bastarde handelt — eine exakte Erbanalyse daran durchzuführen. Immerhin ist es auffällig, daß bei 5 von den 8 Igeln ein *Roumanicus*-Bauch mit einem *Europaeus*-Schädel kombiniert war. Das legt die Vermutung nahe, daß das Schädelmerkmal — die Größe von Mi — bei *Europaeus* dominant vererbt wird, während das Bauchmerkmal — Fehlen oder Vorhandensein der Brustverdunklung — bei *Roumanicus* dominant ist. Nehmen wir — natürlich nur als Arbeitshypothese — einmal an, daß dies so ist, so können wir als genetische Symbole Mi für *Europaeus* mit M und für *Roumanicus* mit m bezeichnen. Die *Europaeus*-Bauchzeichnung ist dann b, die *Roumanicus*-Bauchzeichnung B. Wenn wir mit diesen Symbolen das bekannte Schema für dihybride Kreuzungen für unsere Igel aufstellen, so erhalten wir für die Schädel- und Bauch-Merkmale folgende Übersicht (siehe S. 359).

Die F<sub>1</sub>-Generation besteht demnach also aus Igeln mit *Europaeus*-Schädeln und *Roumanicus*-Bäuchen. Unter den 16 F<sub>2</sub>-Individuen sind 9 vom gleichen Phänotypus (Nr. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 10 und 13). Man kann also bei Naturfunden erwarten, daß in Populationen aus Grenzgebieten die Bastarde in überwiegender Mehrheit Weißbrustigel sind, die aber den *Europaeus*-Mi haben, was mit unserem Material gut übereinstimmt<sup>1)</sup>. In der F<sub>2</sub>-Generation treten außerdem 3 Individuen auf, die phänotypische — und z. T. auch genotypische — *Europaeus* (Nr. 6, 8 und 14)

<sup>1)</sup> S. Nachtrag S. 382.

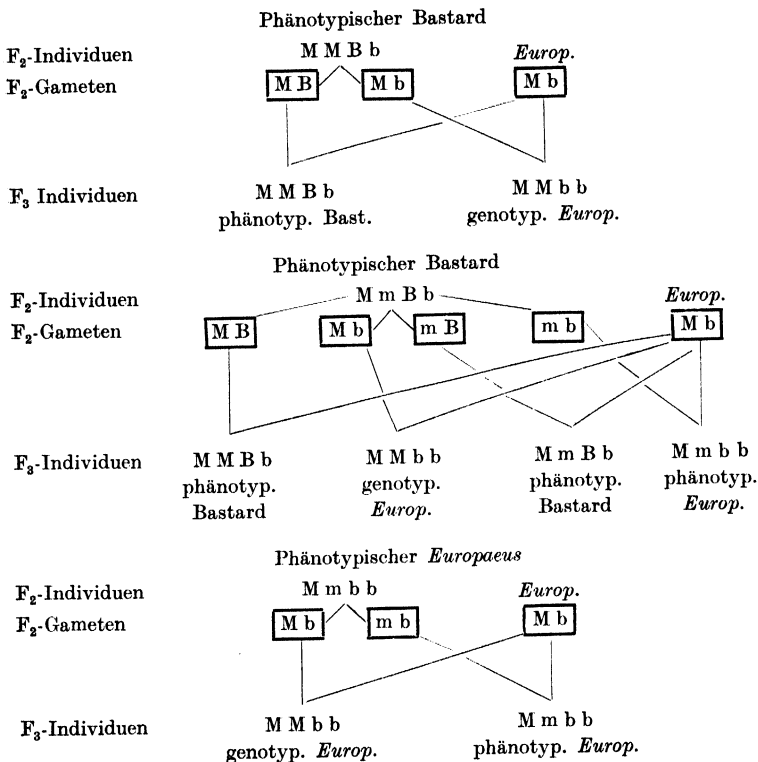
		<i>Europaeus</i> M M b b		<i>Roumanicus</i> m m B B	
P-Individuen		M b		m B	
P-Gameten		M b		m B	
F <sub>1</sub> -Individuen		M m B b			
(Europ.-Schädel — Roum.-Bauch)					
F <sub>1</sub> - Game- ten	M B	M b	m B	m b	
F <sub>2</sub> -Individuen	M B	M M B B <sup>1</sup> <i>Europ.-Schädel</i> <i>Rouman.-Bauch</i>	M M B b <sup>2</sup> <i>Europ.-Schädel</i> <i>Rouman.-Bauch</i>	M m B B <sup>3</sup> <i>Europ.-Schädel</i> <i>Rouman.-Bauch</i>	M m B b <sup>4</sup> <i>Europ.-Schädel</i> <i>Rouman.-Bauch</i>
	M b	M M B b <sup>5</sup> <i>Europ.-Schädel</i> <i>Rouman.-Bauch</i>	M M b b <sup>6</sup> <i>Europ.-Schädel</i> <i>Europ.-Bauch</i>	M m B b <sup>7</sup> <i>Europ.-Schädel</i> <i>Rouman.-Bauch</i>	M m b b <sup>8</sup> <i>Europ.-Schädel</i> <i>Europ.-Bauch</i>
	m B	M m B B <sup>9</sup> <i>Europ.-Schädel</i> <i>Rouman.-Bauch</i>	M m B b <sup>10</sup> <i>Europ.-Schädel</i> <i>Rouman.-Bauch</i>	m m B B <sup>11</sup> <i>Roum.-Schädel</i> <i>Rouman.-Bauch</i>	m m B b <sup>12</sup> <i>Roum.-Schädel</i> <i>Rouman.-Bauch</i>
	m b	M m B b <sup>13</sup> <i>Europ.-Schädel</i> <i>Rouman.-Bauch</i>	M m b b <sup>14</sup> <i>Europ.-Schädel</i> <i>Europ.-Bauch</i>	m m B b <sup>15</sup> <i>Roum.-Schädel</i> <i>Rouman.-Bauch</i>	m m b b <sup>16</sup> <i>Roum.-Schädel</i> <i>Europ.-Bauch</i>

und 3, die *Roumanicus* (Nr. 11, 12 und 15) sind. Diese sind natürlich in den Naturfunden nicht zu fassen. Endlich kommt noch 1 Individuum vor (Nr. 16), das das Schädelmerkmal von *Roumanicus* und das Bauchmerkmal von *Europaeus* aufweist. Vielleicht können wir in dem WETTSTEINschen Igel aus Leonding diese seltene Kombination vermuten. Der einzige Igel unseres Materials, der in diesem Erbschema nicht unterzubringen wäre, ist der Königswusterhausener Nr. 28224.

Die Tatsache, daß in den Grenzgebieten verhältnismäßig so wenige Übergangsformen gefunden wurden, ist nach dem obigen Schema auch ganz verständlich. Bei einer Kreuzung zwischen *Europaeus* und *Roumanicus* in der Natur bestehen für die F<sub>1</sub>-Individuen drei Paarungsmöglichkeiten: 1. Paarung mit F<sub>1</sub>-Bastarden, deren Ergebnis wir schon besprochen. 2. Paarung mit Braunbrustigeln, die nach dem bekannten Rückkreuzungsschema 50% phänotypische Bastarde und 50% phänotypische *Europaeus* ergibt, von denen die Hälfte reinrassig ist, also auch reinrassig weiterzchtet (s. die zweite waagerechte Spalte der F<sub>2</sub>-Individuen). 3. Paarung mit Weißbrustigeln, die das entsprechende für *Roumanicus* ergibt (s. die dritte waagerechte Spalte). Wenn nun an einer Grenze *Europaeus* und *Roumanicus* zusammentreffen, so dürfte es meist dann zu einer Kreuzung kommen, wenn ein Igel der einen Art mehr oder weniger weit in das Gebiet der anderen vorgedrungen ist. Die F<sub>1</sub>-Generation befindet sich dann in einem Areal, das von einer der Stammformen (beispielsweise *Europaeus*) bevölkert ist. Die Wahrscheinlichkeit der Rückkreuzung mit *Europaeus* ist also sehr groß. Tritt Rückkreuzung ein, so wird 1/4 von F<sub>2</sub> schon wieder reinrassig (Nr. 6 des Schemas). In den übrigen 3/4 finden sich nur 2/4 phänotypische Bastarde (Nr. 5 und 7), für



die wieder die Wahrscheinlichkeit groß ist, sich mit Braunbrustigeln zu paaren. Außerdem  $\frac{1}{4}$  Bastarde, die phänotypische Braunbrustigel sind. Das Vererbungsschema für die Rückkreuzung dieser  $\frac{3}{4}$  genotypischer Bastarde ergibt dann:



In  $F_3$  sind also  $\frac{3}{8}$  phänotypischer Bastarde und  $\frac{5}{8}$  phänotypischer *Europaeus* zu erwarten. Unter diesen *Europaeus* sind  $\frac{3}{8}$  auch genotypisch Braunbrustigel. Das entsprechende Schema für die Rückkreuzung mit *Roumanicus* ergibt natürlich  $\frac{3}{8}$  genotypische und  $\frac{2}{8}$  phänotypische Weißbrustigel, sowie  $\frac{3}{8}$  phänotypische Bastarde. Selbstverständlich ist es auch möglich, daß die  $F_2$ -Individuen sich untereinander fortpflanzen. Es kommt dann zu mannigfachen Kombinationen, die schwer zu übersehen sind. Über kurz oder lang dürften aber auch diese Tiere sich mit Igeln der in dem Areal vorherrschenden Art paaren, wodurch dann wieder die Bastarde relativ vermindert und die Angehörigen der bodenständigen Form vermehrt werden.

Wir sehen also, daß die phänotypischen Bastarde sich sehr schnell vermindern, so daß die Wahrscheinlichkeit, in einiger Entfernung von einer Grenze noch phänotypische Bastarde zu finden, recht gering ist. Auch die genotypischen Bastarde nehmen ziemlich schnell ab, wenngleich sie theoretisch nicht ganz verschwinden

können. Immerhin kann man wohl mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß ein Igel aus einem Gebiet, das viele Kilometer von einer Grenze entfernt liegt, und aus dem nur Braunbrustigel bekannt sind, auch genotypisch ein *Europaeus* ist.

Viel weniger übersichtlich sind die Verhältnisse bei den Kopfzeichnungen, weil hier auch am gleichen Individuum Zeichnungsmuster von beiden Arten beobachtet werden können (s. Königswusterhausen Nr. 30384 und 28224). Man kann hier vielleicht an intermediären Vererbungsmodus denken. Ohne die Ergebnisse von Kreuzungsversuchen läßt sich aber kaum etwas damit anfangen.

Endlich ist noch etwas über die innerhalb jeder Art auftretenden Typen zu sagen. Wir sahen (S. 348 und Tab. 6 und 7), daß bei *Europaeus* der Zeichnungstypus 6c stark vorherrscht, während bei *Roumanicus* III und V, sowie A, B, D und H am häufigsten sind. Eine regelmäßige geographische Verteilung dieser Muster läßt sich aus dem Material nicht ableiten. Unter Wurfgeschwistern oder zwischen Eltern und Kindern kann man zuweilen verschiedene Muster beobachten. So waren bei einem Wurf, der bei Delitzsch in der Nähe von Halle a. d. S. (von Dr. EISENTRAUT) gefunden wurde: Die Mutter 1c; die Jungen 1c (♂), 1c (♀), 5a (♂), 6d (♂), 3b (♂). Ein Wurf aus Freienwalde in der Mark Brandenburg (M.N.B.) zeigte folgende Zusammenstellung: Mutter 1c; Junge 6c (2 ♂♂, 2 ♀♀), 8c (1 ♂), 2c (1 ♀). Die Mutter eines jungen *Roumanicus* (♂) vom Typ V F hatte die Zeichnung III F (S.St.). Bei mir warf ein *Europaeus*-Weibchen (aus Berlin) vom Typus 1e 7 Junge (4 ♂♂ und 3 ♀♀), die nach der Ausfärbung alle 6c waren; der Vater und eine Schwester des Vaters (aus Berlin-Köpenick) waren 7b. Zwei Wurfgeschwister aus Beeskow in der Mark Brandenburg (S.St.) sind beide 7h, und drei junge Igel aus Albisheim in der Pfalz (M.N.B.) — wahrscheinlich Wurfgeschwister — sind 1a.

Man kann annehmen, daß die Verschiedenheiten innerhalb der Art nicht genotypisch bedingt sind. Es handelt sich also wohl um individuelle Varianten.

Der Igel ist ein Säugetier, das kaum größere gerichtete Wanderungen macht. Jedoch ist er trotz seiner plumpen äußeren Erscheinung recht beweglich und ein ziemlich schneller Läufer, der des Nachts viel umherschweift. Ob die Igel auf ihren nächtlichen Beutezügen größere Strecken zurückzulegen pflegen, läßt sich schwer angeben, jedoch erscheint es mir nicht unwahrscheinlich. Es ist so wohl vorstellbar, daß in den Grenzgebieten Igel der einen Art gelegentlich ziemlich weit in das Areal der anderen hineingeraten. Verbreitungsgrenzen für den Igel dürften außer steilen oder sehr hohen Gebirgszügen breite Flüsse sein. Der Igel ist zwar ein ganz guter Schwimmer, der aber kaum in der Lage sein dürfte, einen breiten Strom zu durchschwimmen — zum

mindesten wird er das nicht „freiwillig“ tun. Man kann sich aber vorstellen, daß in stark aufgelösten Stromgebieten — wie etwa im Oderbruch — durch Abschnürung von Inseln, Verlandung von Altwässern, Verschwemmung von Pflanzenmassen usw. gelegentlich Igel über Flüsse oder Flußarme gelangen können.

Ein wichtiger Faktor, der in der geographischen Verbreitung der Igel eine Rolle spielen dürfte, ist ihre verhältnismäßig leichte Verschleppbarkeit durch den menschlichen Verkehr. Da der Igel sich tagsüber in Getreidemieten, Heu-, Schilf- und Reisighaufen o. dgl. zum Schlafen zurückzieht, kann er leicht mit diesem Material durch Wagen, Schiffe, Flöße und Eisenbahnen auf mehr oder weniger weite Strecken verschleppt werden. Vor allem spielt aber auch das Wohlfühlen, das die meisten Menschen dem Igel entgegenbringen, eine Rolle bei seiner Verbreitung. Er wird vielfach in Gärten zur Schädlingsvertilgung ausgesetzt oder aus Liebhaberei gehalten (s. auch die Igel der Greifswalder Oie S. 352). Zuweilen werden auch Igel von Sommerreisen oder Landaufenthalten in Stadtwohnungen mitgenommen. Da sie sich dann bald durch ihren Geruch, den nächtlichen Lärm, den sie vollführen, und durch die Schwierigkeit sie zu ernähren, unbeliebt machen, werden sie in Gärten, Parks und öffentlichen Anlagen ausgesetzt, wo sie auf Grund ihrer bescheidenen Lebensansprüche sich zu halten vermögen und sich auch fortpflanzen. Darauf mag es z. T. beruhen, daß z. B. in Berlin und seinen Vororten der Igel gar nicht selten ist. Ein Beispiel für solche „Faunenfälschung“ gibt LÜTTSCHWAGER [29, S. 35] an. Eine Lehrerin setzte zwei Igel aus Schweden (also *E. europaeus*) in Zoppot aus — also in einem reinen *Roumanicus*-Gebiet.

Die Auffindung eines einzelnen Igels einer Art in dem Areal einer anderen läßt also — namentlich in oder bei einer größeren Stadt — nur sehr vorsichtige tiergeographische Schlüsse zu.

### X. Das Zustandekommen der heutigen Verbreitung.

Über die Ursachen, die die Verbreitung der beiden Igelarten, wie wir sie heute vorfinden, bedingen, lassen sich natürlich nur Hypothesen äußern.

Daß die Nord-Süd-Grenze, die in Mitteleuropa die beiden Arten trennt, durch die Eiszeit und die postglaziale Wiederbesiedlung entstanden ist, erscheint sehr wahrscheinlich. Wir kennen ja viele ähnliche Fälle aus anderen Tiergruppen, die auf Eiszeitwirkungen zurückgeführt werden. Ich erwähne nur: die beiden europäischen Unken [34], die Aaskrähen [33] und die Baumläufer [65]. Namentlich in der ornitho-

logischen Literatur gibt es weitere Fälle (s. z. B. [46]). Daß für Säugetiere schon ähnliche klare Fälle vorliegen, ist mir nicht bekannt. Es läßt sich aber vermuten, daß sich bei gründlicher Durcharbeitung eines größeren Materials bei manchen Kleinsäugetern entsprechende Art- und Unterartgrenzen, die eine westliche von einer östlichen Form trennen, auffinden lassen (s. z. B. [64]).

Für die Gattung *Erinaceus* kann man sich die Verhältnisse etwa folgendermaßen vorstellen: Im Tertiär gab es in Europa bereits Igel, die den heutigen recht ähnlich waren [19, S. 321] und auch von den Paläontologen teilweise zu der Gattung *Erinaceus* gestellt werden. ROGER [45, S. 27] zählt vier Arten auf: *E. priscus* (Miocän Deutschlands), *Sansaniensis* (Miocän Europas), *Oeningensis* (Miocän der Schweiz) und *Arvernensis* (Miocän Frankreichs). SCHLOSSER [55] stellt noch eine neue, *E. pomeli* (Mitteltertiär Frankreichs), dazu. Leider sind von diesen Formen meist nur Unterkiefer, Teile von Oberkiefern (s. z. B. [31], [55]) oder einzelne Zähne gefunden worden, so daß es wohl kaum möglich sein dürfte, festzustellen, ob sie dem rezenten *Europaeus* oder *Roumanicus* näher gestanden haben (s. z. B. [7, 13, 15, 30, 53 und 66]). Auch die fossilen Igelfunde aus dem Quartär bestehen meist nur aus Unterkiefern (s. z. B. [8, 69]) oder anderen Fragmenten, die eine genaue Bestimmung für unser Problem kaum zulassen. SCHLOSSER [54, S. 426] schreibt 1909 über die Fossilfunde von Igeln: „Überreste von *Erinaceus europaeus* sind im Pleistozän stets ziemlich selten und stammen wohl fast ausnahmslos aus der Zeit der postglazialen Steppenfauna. Gleichwohl dürfen wir mit ziemlicher Berechtigung annehmen, daß diese Art schon während des ganzen Pleistozäns gelebt hat. Ihr direkter Vorfahre ist freilich bis jetzt noch nicht gefunden worden, wohl aber gibt es im europäischen Miozän bereits einige Arten der Gattung *Erinaceus* und die Vorläufer dieser Gattung lassen sich dann bis in das Obereozän zurückverfolgen. Die Igel sind also schon seit langer Zeit ein europäischer Stamm“ (vgl. auch [41, S. 45 und 55]).

Man kann wohl annehmen, daß vor dem Diluvium Europa in seinen größten Teilen von Igeln bevölkert war. Ob es sich hierbei um eine „Art“ gehandelt hat, oder ob schon damals gleichzeitig mehrere verschiedene Formen einzelne Areale des Erdteils bewohnten, läßt sich zur Zeit nicht entscheiden. Auf jeden Fall muß man annehmen, daß auch die nordeuropäischen Igel, in gleicher Weise wie viele andere Tiere, von den aus dem Norden vordringenden Eismassen nach Süden gedrängt wurden. Zu den Zeiten der stärksten Vereisung verlief der Südrand der Eismassen bekanntlich etwa in der Linie: Rheinmündung,

Nordhänge des rheinisch-westfälischen Schiefergebirges, des Harzes, des Thüringer Waldes, des Erz-, Lausitzer und Riesengebirges, der Karpathen, bis östlich von Krakau; im Dnjepr-Gebiet ist die Linie weit nach Süden ausgebuchtet (bis  $48^{\circ} 50'$  nördl. Breite), um zwischen Dnjepr und Don weit nach Norden zurückzuweichen (bei Kursk); am Don stößt sie wieder bis  $48^{\circ}$  nördl. Breite nach Süden vor; dann biegt sie ziemlich scharf nach Norden um und läuft etwa am Ural entlang zum Karischen Meer (s. z. B. [56, S. 7] und [71, S. 158ff.]). Der südliche Zipfel Englands war eisfrei. Andererseits waren die Alpen in weitem Maße vereist. Es blieb so zwischen diesem Gebirge und dem südlichen Eisrande der Nordvergletscherung eine ca. 300 km breite Zone eisfrei, sowie ein sehr schmaler Streifen zwischen den Alpen und dem Mittelmeer (s. Abb. 10).

In diesen schmalen Gebieten am Eisrande lebte die „glaziale Mischfauna“ [56, S. 9ff.]. Daß auch der Igel sich hier halten konnte, ist wohl kaum zu erwarten. Die klimatischen Verhältnisse dürften zu schlecht gewesen sein, um ihm dauernde Existenzmöglichkeiten gewährt zu haben. Unsere heutigen europäischen Igel pflegen normalerweise bei Temperaturen unter etwa  $+15^{\circ}\text{C}$ . in Winterschlaf zu verfallen, bei dem die Wärmeregulation aussetzt<sup>1)</sup>. Erreicht die Körpertemperatur bei dem Mitgehen mit der Außentemperatur sehr geringe Werte (in der Nähe von  $+5^{\circ}$ ), so setzt oft wieder Wärmeregulation ein, die natürlich mit Energieverbrauch verknüpft ist (s. auch [11]). Ein Igel kann daher nur begrenzte Zeit in einer sehr kalten Umgebung ohne Nahrungsaufnahme aushalten. Die Temperaturverhältnisse am Eisrande und seiner Umgebung müssen nun aber so gewesen sein, daß der Igel hier nicht existieren konnte. P. SCHULZE [56, S. 11] schildert anschaulich das Klima dieser Dryaszeit: „Die Julitemperatur hat wohl  $9-10^{\circ}\text{C}$  betragen — vielleicht lag sie auch noch unter  $8^{\circ}\text{C}$ .“ (Was etwa den Verhältnissen, wie sie heute auf Island und am Nordkap herrschen, entspricht.) „Im Sommer dürfen wir uns die Umwelt dieser Tiergemeinschaft auf der Tundra oder Eissteppe nicht allzu trostlos vorstellen; der vereiste Boden ist teilweise aufgetaut, Moose und Flechten treten frei zutage; an günstigen Stellen bedecken aber auch zahlreiche Blütenpflanzen und Krüppelsträucher den Boden.“ „Wald ist zu dieser Zeit in Deutschland kaum vorhanden gewesen. Furchtbar muß allerdings

<sup>1)</sup> Über die komplizierten Winterschlafverhältnisse des Igels, über die mir größeres Beobachtungsmaterial vorliegt, habe ich an anderer Stelle berichtet (s. HERTER, K., 1934. Körpertemperatur und Aktivität beim Igel. Zs. f. vgl. Phys. 20, S. 511–544).

der Winter gewesen sein, mit seinen orkanartigen Schneestürmen, seinen tiefen Temperaturen und seinem Nahrungsmangel“ (vgl. auch 46, S. 414ff. und 71, S. 175). Daß unter solchen Umständen die Verfahren unserer Igel — wenn sie sich physiologisch ähnlich wie die heutigen europäischen Vertreter der Gattung *Erinaceus* verhalten haben — längere Zeit leben konnten, erscheint fast ausgeschlossen. Die Säugetiere, von denen man weiß, daß sie zu dieser Zeit in Mitteleuropa lebten, haben auch jetzt, so weit sie noch existieren, viel weiter nach Norden reichende Areale als die Igel.

Wir müssen demnach annehmen, daß während der Eiszeit in Mitteleuropa eine igelfreie Zone bestand. Die praeglaziale kontinuierliche Verteilung der Gattung *Erinaceus* wurde also gestört, und die europäischen Igel waren in mindestens zwei Gruppen auseinander gesprengt — eine westliche und eine östliche. Das Areal der westlichen Igelgruppe waren Frankreich und die Mittelmeerländer. Die östliche Gruppe lebte in dem pannonisch-pontischen Gebiet (Ungarn bis zum Schwarzen Meer) und den östlich sich daran anschließenden Bezirken. Ob die östliche Gruppe durch die Enge zwischen dem Südostrande der Don-Vereisung und dem Kaspischen Meer (durch die der Unterlauf der Wolga geht) noch in eine pannonisch-pontische und eine sibirisch-amurische Gruppe [56, S. 9] getrennt war, sei dahingestellt (s. S. 369).

Durch diese diluviale Isolierung wurden also die Westigel von den Ostigeln geschieden. Wodurch es bedingt war, daß die beiden Gruppen sich nun in verschiedener Weise entwickelten, und daß der Westigel zum heutigen *Europaeus*, der Ostigel zum *Roumanicus* wurde, läßt sich natürlich nicht mehr ermitteln. Spekulationen darüber sind wohl z. Z. müßig (s. [44]), ob die Veränderungen milieubedingt waren, ob das Auftreten von Mutationen auf der einen oder auf der anderen Seite im Spiele war, ob der West- oder der Ost-Igel sich gegenüber der gemeinsamen Stammform mehr verändert hat bzw. einer von beiden der Stammform noch gleicht, usw. Für uns genügt es anzunehmen, daß am Ende der Eiszeit im Südwesten Europas der *Europaeus*-Stamm und im Südosten der *Roumanicus*-Stamm entstanden waren, die nun zur Wiederbesiedlung der vereist gewesenen Gebiete bereitstanden.

Diese postglaziale Wiederbesiedlung<sup>1)</sup> dürfte wohl bei den Igel n verhältnismäßig langsam erfolgt sein, da schnelle gerichtete Wanderungen bei ihnen kaum in Frage kommen. Der Westigel breitete sich

<sup>1)</sup> Ob und inwieweit der Igel in den Zwischeneiszeiten vorübergehend den Eisrändern folgte, ist schwer festzustellen und ist für unser Problem auch nicht von großer Bedeutung.

langsam nach Norden und Osten aus. Auch im Westen drang er weiter vor, und zwar nach Groß-Britannien, das bis zur Ancyluszeit mit dem Kontinent in Landverbindung stand. (Daß während des Glacials der Igel sich in dem kleinen unvereisten englischen Süzipfel gehalten hat, ist wohl auszuschließen.) Von hier aus konnte er über die Landverbindung mit Schottland auch Irland besiedeln. Bei seinem Vordringen nach Norden fand er eine Verbindung zwischen Süd-Schweden und Nord-Deutschland, da die heutigen Inseln der westlichen Ostsee (wohl einschließlich Bornholms (s. z. B. [18]) damals einen Teil des Westufers des Ancylussees bildeten (s. [56, Abb. 5] und [12, Fig. 14]). Klimatische Schranken standen diesem Vordringen der Igel nach Süd-Skandinavien wohl kaum im Wege, da zur Ancylusepoche zeitweise Temperaturverhältnisse herrschten, die noch günstiger als die heutigen waren (vgl. [56, S. 17/18; 25, S. 243 und 71, S. 221]).

Der Ausbreitung der *Europaeus*-Gruppe (s. Abb. 10) aus Frankreich und Italien nach den Alpenländern, Süd- und Mitteldeutschland, sowie den norddeutschen Ebenen standen naturgemäß erst recht keine Klimaschwierigkeiten im Wege. Auch die Gebirgs- und Flußgestaltungen in diesen Geländen boten zunächst keine unüberwindlichen Hindernisse. Die Täler der Alpen und der benachbarten Gebirge sind zum größten Teil von Frankreich und Nord-Italien aus zugänglich, ohne daß größere Gebirgskämme überschritten werden mußten. Die Ufer der großen Ströme (wie Rhein, Weser, Elbe und Donau) waren wohl z.T. von den Quellgebieten aus beiderseitig zugänglich, oder die Flüsse konnten gelegentlich auf andere Weise (s. S. 362) überschritten werden. Eine wirksame geographische Grenze für die Ausbreitung des Westigels nach Osten richtete sich dann aber in Mitteldeutschland auf: in den Kämmen des Bayrisch-Böhmischen Waldes und des Erzgebirges. Nördlich und südlich dieser Gebirgszüge waren es dann keine geographischen, sondern biologische Faktoren, die dem weiteren Vordringen der *Europaeus*-Gruppe Halt geboten — nämlich das Zusammentreffen mit dem Ost-Igel.

Der Ostigel wird sich nach dem Zurückweichen des Eises in entsprechender Weise verbreitet haben wie der Westigel. Nach Westen drang er in die Täler der östlichen Ostalpen vor, bis er auf die inzwischen aus Oberitalien und Süddeutschland von Süden und Westen eingewanderten Westigel stieß, was ungefähr auf der Linie Linz—Istrien der Fall war. Die Grenze ist hier leider bisher nur durch wenige Funde belegt, so daß sie sich nicht sehr genau bestimmen läßt. Im Donautal ist sie durch die Funde bei Linz recht gut gesichert. Nördlich der

Donau konnte *Roumanicus* dann unbehindert durch seinen westlichen Konkurrenten, der durch Böhmerwald und Erzgebirge aufgehalten wurde, ganz Böhmen besiedeln, bis die gleichen Gebirgskämme sich ihm entgegenstellten. Im Nordosten dürften die Sudeten in ähnlicher Weise einem weiteren nördlichen Vordringen ein Ziel gesetzt haben. Dies Hindernis wurde aber umgangen durch die Ostigel, die zwischen Sudeten und Beskiden in das Odertal gelangen konnten. Sie drangen dann in der schlesischen Tiefebene nach Nordwesten vor. In West-Schlesien trafen sie aber bald auf die Vorposten von *Europaeus*, die sich bis mindestens in die Gegend von Breslau und Landeshut vorgeschoben hatten. Die Grenze ist hier wenig scharf und wird wohl bei weiterem Bekanntwerden von Fundorten noch manche Zacken ergeben, da größere geographische Hindernisse hier nicht vorhanden sind, der Vorstoß des einen oder des anderen Igels also wohl in der Hauptsache von lokalen Zufälligkeiten abhängt. Das Gebiet nördlich der Oder und zwischen Oder und Warthe dürfte hauptsächlich vom Ostigel beherrscht werden, wenn auch mehrere Funde von *Europaeus* aus dieser Gegend vorliegen. Der Westigel ist hier mehrfach über die Oder nach Osten vorgestoßen. Andererseits ist aber *Roumanicus* in westlicher Richtung über diesen Strom gelangt, bzw. von Südosten von Schlesien her in Brandenburg eingedrungen, wo er sich bis in die Berliner Gegend ausgebreitet hat. Es entstand so zwischen Berlin und der Grenzmark ein relativ breites Mischgebiet. Nördlich der Warthe wurde Hinterpommern bis zur Ostsee von *Roumanicus* besiedelt. Die breite Oder zwischen Küstrin und dem Stettiner Haff ist vielleicht doch ein für Igel nicht überschreitbares Hindernis. Im Oderdelta dagegen konnten die beiden Igel wieder zusammen kommen. So muß *Roumanicus* die Divenow überschritten haben, wenn auch noch keine Funde von Wollin vorliegen<sup>1)</sup>. Ja, er hat auch die Swine überquert, wie die Swinemünder Ostigel beweisen. Da wenige Kilometer westlich auf Usedom nur *Europaeus* zu herrschen scheint, liegt die Vermutung nahe, daß *Roumanicus* erst vor nicht allzu langer Zeit bis nach Usedom vorgedrungen ist. Vielleicht mag auch der lebhafte Fähr-Verkehr zwischen Usedom und Wollin hierbei eine Rolle gespielt haben. Es wäre nicht verwunderlich, wenn auch auf Wollin beide Igel vorkämen, da ein Überqueren der Swine natürlich auch in west-östlicher Richtung durch *Europaeus* stattgefunden haben kann. In wie kurzer Zeit Igel in einem neuen Areal Fuß fassen können, lehrt die Besiedlung der Greifswalder Oie durch künstlich eingeführte Igel (s. S. 352).

<sup>1)</sup> S. Nachtrag S. 381.



Die Grenzen zwischen *Europaeus* und *Roumanicus* sind im allgemeinen auch in den Gebieten, in denen keine geographischen Schranken die beiden Formen trennen, verhältnismäßig scharf. Dies fällt besonders auf, wenn man zum Vergleich die Verbreitungskarten betrachtet, die die Autoren von anderen Fällen diluvialer Trennung und postglazialer Wiederbesiedlung geben (s. z. B. [34, S. 615, 46, S. 431 ff. und 65]). Wir finden dort fast immer breite Zonen, in denen die beiden betreffenden Formen nebeneinander vorkommen. Das liegt daran, daß in einigen dieser Fälle die beiden Formen während der Isolierung sich physiologisch so weit voneinander entfernt hatten, daß sie nicht mehr miteinander fortpflanzungsfähig — oder wenigstens nicht fruchtbar fortpflanzungsfähig — sind (s. [65]). Oder aber die Tiere können sich miteinander kreuzen, sie haben sich aber zur Zeit der Trennung so weit ökologisch verändert, daß sie in den gemeinsamen Arealen nicht mehr in den gleichen Biotopen leben können. Dadurch kommt es nicht zu einer Verschmelzung der beiden Formen, sondern jede bewohnt in den gemeinsam besiedelten Gegenden ihr besonderes Biotop (s. z. B. [34]). Anders ist es mit unseren Igel. Die Bevorzugung eines besonderen Biotops durch eine der beiden Formen läßt sich nicht feststellen, so daß der zu zweit erwähnte Fall hier nicht in Frage kommt. Ob die Ost- und Westigel sich miteinander kreuzen, und wenn dies der Fall ist, ob die Bastarde fruchtbar sind, wissen wir zur Zeit noch nicht; wir können es aber mit ziemlicher Sicherheit annehmen. Daß eine geschlechtliche Affinität zwischen den beiden Arten besteht, hält STEIN für wahrscheinlich [63, S. 243]; denn er beobachtete, daß ein *Roumanicus*-♂ ein *Europaeus*-♀ umwarb. Ich selbst habe inzwischen mehrfach ähnliches bemerkt. Daß eine Kreuzung möglich ist und auch in der Natur vorkommt, wird vor allem durch die aus den Grenzgebieten bekannten Zwischenformen, in denen man Bastarde vermuten darf, wahrscheinlich<sup>1)</sup>. Daß durch diese Kreuzungen an den Verbreitungsgrenzen eine ziemlich scharfe örtliche Trennung der beiden Arten bewirkt wird, haben wir bereits erörtert (s. S. 359 ff.). Angehörige der einen Art, die in das Areal der anderen übertreten, werden hier in relativ kurzer Zeit „assimiliert“.

Tiergeographisch von besonderem Interesse ist die Verbreitung unserer beiden *Erinaceus*-Arten in Osteuropa. Man sollte nach unseren bisherigen Betrachtungen über die postglaziale Wiederbesiedlung hier nur *Roumanicus* erwarten. Wir finden nun aber in Finnland, den baltischen Staaten und in Nord-Rußland *Europaeus* in einem breiten Streifen,

<sup>1)</sup> S. Nachtrag S. 382.

dessen Südgrenze etwa dem 55. Breitengrad entspricht. Daß Rußland südlich dieses Breitengrades von den Weißbrustigeln besiedelt wurde, die sich von den glazialen Rückzugsgebieten zwischen Ungarn und dem Kaspischen Meer nach Norden wandten, erscheint ganz natürlich. Warum gingen sie aber nicht weiter nach Norden? Und wie kommt der Westigel nach Rußland? Zur Beantwortung der ersten Frage läßt sich anführen, daß im Ostseegebiet die Düna das weitere Vordringen verhindert haben mag, und daß der Ostigel nicht weit über den 55. Breitengrad vordringen konnte, wenn er bei seiner Ankunft dort den Westigel schon vorfand. Die erste Frage mündet also in die zweite ein.

Für das heutige Vorkommen von *Europaeus* in Nordrußland und den nordöstlichen Ostseeländern lassen sich mehrere Annahmen machen. Man könnte daran denken, daß während der Eiszeit in den unvereisten Gebieten östlich des Ural — in dem sibirisch-amurischen Gebiet — Igel zurückgeblieben wären, die dann postglazial von Osten aus Nordrußland wieder besiedelten. Dagegen lassen sich aber einige Bedenken erheben. Zunächst ist es wohl unwahrscheinlich, daß dieser sibirische Igel trotz der langen Trennung jetzt dem Westigel so sehr gleicht, daß man beide ganz unbedenklich in einer Art vereinigen kann, während der Ostigel so erheblich von ihm abweicht. Es wäre dann auch im europäischen Südrußland — wenigstens in den östlichen Teilen — *Europaeus* zu erwarten. Auch im asiatischen Rußland müßte dann wohl die *Europaeus*-Gruppe vorherrschen. Dies ist aber durchaus nicht der Fall. Die Verbreitung des nordrussischen Braunbrustigels östlich des Ural ist leider noch nicht genau bekannt. Nach OGNEW lebt eine sehr helle Form — *E. europaeus centralrossicus pallidus* im Gouvernement Tobolsk an den Flüssen Konda und Tawda und wahrscheinlich in den Bezirken Turin, Tjumen und Jalutorow, sowie bei den Städten Tara und Tjikalinsk<sup>1)</sup>. Nach SKALOM [61] kommt sie auch noch weiter östlich im Gouvernement Tomsk am Oberlauf des Wasjugaan vor. Soweit bisher ermittelt, reicht das Verbreitungsgebiet von *Europaeus* in Westsibirien, also östlich etwa bis 78° östl. Länge und südlich bis 56° nördl. Breite. Bemerkenswert ist die Angabe SKALOMS, daß der Igel den Bauern am Wasjugaan erst seit kurzer Zeit (etwa seit 1925)

<sup>1)</sup> Durch die Liebenswürdigkeit von Herrn Prof. VINOGRADOW konnte ich einen Balg mit Schädel und zwei einzelne Bälge dieser interessanten Igel untersuchen. Trotz der auffälligen Helligkeit auch der Bauchseiten lassen sich die Felle in unser Schema einreihen. Die 2 Igel aus dem Bezirk Tjumensk hatten die „Formel“: ♀ 1,0 6f und ♂ 6b (Z.M.L. 96 [14] und [15]). Der besonders lichte Balg von der Konda: ♂ 8g (Z.M.L. 57).

bekannt ist, was den Autor vermuten läßt, daß das Tier erst ganz kürzlich in diese Gegend eingewandert ist. Das Areal von *Roumanicus* erstreckt sich vielleicht weiter nach Osten. OGNEW erwähnt sogar einen Fund aus dem Gouvernement Tomsk (im Narimschen Forst). Sonst ist er nach diesem Autor in diesem Gouvernement nicht festgestellt worden, sondern nur westlich der Stadt Taru im Gouvernement Tobolsk. OGNEW hält es aber für möglich, daß *Roumanicus* bis Omsk und weiter nach Nordosten bis zum Narim, d. h. bis etwa zum 82. Grad östl. Länge, vorkommt. Aus dem Süden Westsibiriens sind nur Ohrenigel bekannt. Es ist sehr bedauerlich, daß wir über das übrige Nord-Asien in bezug auf das Vorkommen von Igeln sehr wenig wissen. OGNEW erwähnt nur noch zwei Formen, deren Verbreitungsgebiete auch nach Rußland hineinreichen: *Erinaceus dauuricus* Sundevall und *E. amurensis* Schrenck. Über die Grenzen des Vorkommens sind wir bei beiden nur unvollkommen unterrichtet. Über den ersten schreibt OGNEW (Übers.): „Wahrscheinlich umfaßt das Ausbreitungsgebiet des daurischen Igels das südliche und mittlere Transbaikalien, aber ebenso die angrenzenden Gebiete Mongoliens. Wie weit diese Art sich nach Norden verbreitet, müssen künftige Erforscher dieses merkwürdigen Landes feststellen.“ Es klafft also zwischen den Gebieten von *Europaeus* und *Roumanicus* einerseits und denen des daurischen Igels andererseits eine große Lücke (nach OGNEWS Verbreitungskarte liegt die Westgrenze für die Verbreitung des letzten etwa zwischen dem 98. und 100. Grad östl. Länge). Für uns ist besonders wichtig, daß dieser Igel unserer *Roumanicus*-Gruppe näher zu stehen scheint als der *Europaeus*-Gruppe. Auch bei ihm ist die Sutura maxillo-naso-frontalis länger als die Sutura maxillo-intermaxillaris (bei zwei von OGNEW gemessenen Schädeln waren die Verhältnisse 10,8:9,7 und 10,8:9,8, also gleich 1,1). Von der Bauchzeichnung gibt OGNEW an, daß Hals, Brust und Bauch grauweißlich mit leichtem strohgelben Anflug<sup>1)</sup> sind, während an den Seiten, auf der Grenze von Haarbedeckung und Stachelpanzer ein leicht erdfarbigter Ton herrscht. Von einem dunkeln Brustfleck schreibt er nichts; es handelt sich anscheinend also um einen Weißbrustigel. *E. amurensis* kommt im Gebiet des Amur und Ussuri vor und schließt sich wahrscheinlich an die Ostgrenze von *E. dauuricus* an (s. die OGNEWSche Karte). Der Bauchzeichnung nach ist er auch ein Weißbrustigel, denn OGNEW sagt, daß auf der Mitte der Brust und auf dem oberen Teil

<sup>1)</sup> Der Autor gibt nicht an, wie die untersuchten Tiere konserviert waren, so daß es möglich ist, daß der strohgelbe Anflug durch die Konservierungsflüssigkeit erzeugt worden ist (vgl. Anm. S. 328).

des Bauches ziemlich deutlich ein verschwommener weißlicher Fleck hervortritt, der sich bei einigen jungen Stücken auch auf den Hals und das Kinn ausbreitete. Am Schädel soll allerdings die Sutura maxillo-intermaxillaris länger als die Sutura maxillo-naso-frontalis sein, jedoch gibt OGNEW keine Maße hierfür an, so daß es nicht sicher ist, ob Messung nach der STEINSCHEN Methode nicht doch einen Mi von 1,1 oder mehr ergeben könnte (vgl. S. 321).

Soweit es diese unvollkommenen Angaben zulassen, erscheint es also wahrscheinlich, daß die heutigen Igel des europäischen Nordrußland, die ja dem *Europaeus*-Typ angehören, nicht aus Asien stammen. Es bleibt dann nur die Annahme, daß diese Igel postglazial von Westen eingewandert sind, wofür ja auch die Vermutung SKALOMS, daß *Europaeus* in Westsibirien noch heute von Westen nach Osten vordringt, sprechen würde. Wie wir gesehen hatten, konnte zur Ancycluszeit der Westigel sich in Südschweden ansiedeln. Wir wissen nun, daß am Ende dieser Zeit und zu Beginn der Litorinazeit, die darauf folgte, das Klima in Skandinavien milder war als heute. Man hat berechnet, daß die Sommertemperaturen damals um ca.  $2,5^{\circ}\text{C}$  höher waren als jetzt, so daß Haselnuß und Eiche, deren nördliche Verbreitungsgrenzen heute in Schweden etwa auf der Höhe von Upsala und Gefle (zwischen 60. und 61. Grad nördl. Breite) liegen, damals bis ungefähr Umeå (ca.  $64^{\circ}$  nördl. Breite) wuchsen (s. [25, S. 234–235]). Andererseits sehen wir, daß die Nordgrenze von *Europaeus* in Finnland und Nordrußland die rezente nördliche Eichengrenze nicht unerheblich überschreitet (siehe Abb. 10), der Braunbrustigel an das Klima also wohl weniger hohe Ansprüche stellt als die Eiche. Man kann sich demnach vorstellen, daß auch zur Ancyclus- und Litorinazeit der Westigel vor der Eiche her nach Norden wanderte, so daß er die Grenze zwischen Nordschweden und Finnland erreichen konnte, was diesem Baum wohl nicht mehr gelang.

Daß die Zeit für diese Ausbreitung des Igels ausreichte, lehrt folgende kurze Überlegung: Die Entfernung von Südschweden (etwa von Göteborg) bis zur schwedisch-finnischen Grenze beträgt ungefähr 1200 km. Die Zeit des gemäßigten oder warmen Klimas in Schweden (Ancyclus-Litorina-Zeit) wird auf etwa 6000 Jahre geschätzt (s. [25, S. 244] und [12, S. 11]). Die Igel brauchten also in 5 Jahren nur 1 km, bzw. in 1 Jahr nur 200 m zurückzulegen, um vor dem der Litorinazeit folgenden Klimasturz Finnland zu erreichen. 200 m im Jahr dürften aber selbst für den wohl ziemlich langsam sich ausbreitenden Igel — auch wenn man die Aufenthalte durch Flüsse und andere Hindernisse mit in Rechnung zieht — keine übertrieben große Wandergeschwindigkeit darstellen<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Zum Vergleich gebe ich ein Beispiel für die Ausbreitungsgeschwindigkeit eines anderen Säugetieres, das wohl auch keine gerichteten Wanderungen ausführt

Von Nordfinnland konnte der Westigel dann die übrigen Teile des Landes, das zur Litorinazeit schon ähnlich wie heute gestaltet war (s. [43, Fig. 11]), Nordrußland und die baltischen Provinzen besiedeln. Daß der Igel heute im Norden Schwedens und Finnlands nicht mehr vorkommt, dürfte an der Klimaverschlechterung nach der Litorinazeit liegen.

Der postglaziale Weg des Westigels von Frankreich und den Mittelmeerländern über Deutschland, Dänemark, Schweden und Finnland war — wie ein Blick auf die Karte Europas zeigt — viel weiter, als die Entfernung, die der Ostigel aus seinem pannonisch-pontischen bzw. sibirisch-amurischen Rückzugsgebieten nach Nordrußland hätte zurücklegen müssen. Man sollte daher erwarten, daß bei diesem Wettlauf der Ostigel vor dem Westigel Nordrußland und die nordöstlichen Ostseeländer erreichte und besiedelte. Es ist wohl kaum anzunehmen, daß der Ostigel bei seiner Ankunft in diesen Gebieten den westlichen Konkurrenten schon vorfand und so an der Besiedlung verhindert wurde. Es müssen also andere Gründe vorgelegen haben, die den Vormarsch der *Roumanicus*-Gruppe nach Norden aufgehalten haben, bzw. bewirkten, daß sie heute in dem Areal nördlich der Düna und des 55. Breitengrades nicht lebt. Daß im Düna-Gebiet die Düna vielleicht eine Verbreitungsgrenze darstellt, wurde bereits erwähnt (s. S. 354). Schwieriger ist es, im Bereich des 55. Breitengrades die Ursachen für das Aufhören des Vormarsches zu finden, da unsere Verbreitungskarte (Taf. 2) uns keine Anhaltspunkte dafür gibt, daß westöstlich ziehende Flußläufe oder Gebirgszüge hier Ausbreitungsgrenzen zwischen den beiden Igelarten darstellen. Das Wahrscheinlichste ist wohl, daß die klimatischen Verhältnisse hier eine Rolle spielen. Wenn wir annehmen, daß die Weißbrustigel empfindlicher gegen niedrige Temperaturen sind als die Braunbrustigel, so kommen wir vielleicht dem Verständnis der eigenartigen Verbreitungsverhältnisse etwas näher<sup>1)</sup>. Daß zwischen dem Oberlauf der Düna und dem Ural die Nordgrenze der *Roumanicus*-

---

— der amerikanischen Bisamratte (*Fiber zibethicus* L.). 1905 wurden 3 ♀ und 2 ♂ in Böhmen ca. 40 km südwestlich von Prag ausgesetzt. 1932 erschienen die ersten in Württemberg bei Mergentheim. Die Bisamratte hatte sich also in 27 Jahren etwa 300 km weit verbreitet, d. h. sie war in 1 Jahr im Durchschnitt ca. 11 km weiter gekommen (s. [62, S. 285]). Natürlich ist bei diesem Vergleich daran zu denken, daß die Bisamratte unter sehr anderen Bedingungen lebt als der Igel, vor allem, daß die Wasserläufe für sie keine Hindernisse, sondern Wanderstraßen bedeuten.

<sup>1)</sup> Vgl. die auf S. 364 Anm. zitierte Arbeit S. 536.

Verbreitung dann auf einer Jahresisotherme — etwa der von  $+ 4^{\circ}\text{C}$  — verlaufen müßte, können wir natürlich nicht erwarten, da viele Faktoren eine solche Übereinstimmung verhindern müssen. So sind die Isothermen der meteorologischen Karten auf das Meeresniveau berechnet, nehmen also keine Rücksicht auf die Höhenlagen der betreffenden Orte. Die Linien sind durch die Verbindung einzelner Meßpunkte gewonnen, ihr Verlauf ist also schematisch und geradliniger, als den wirklichen Temperaturverhältnissen entspricht. Die Messungen beziehen sich auf die Lufttemperatur, während für das Leben des Igels naturgemäß auch die Bodentemperatur von besonderer Bedeutung ist. Ferner spricht natürlich der Pflanzenbewuchs, die Feuchtigkeitsverhältnisse, die geologische Beschaffenheit des Untergrundes usw. für die Temperaturverteilung im Lebensraum des Igels eine große Rolle. Außerdem ist das Vorkommen eines Tieres wohl niemals ausschließlich von der Temperatur abhängig, sondern stets auch von anderen Faktoren, wie Vorhandensein von Nahrung, Feinden, Versteckplätzen u. a. m. Unter Berücksichtigung dieser Umstände erscheint mir die Abweichung zwischen dem Verlauf der  $+ 4^{\circ}$ -Jahresisotherme und der nördlichen Verbreitungsgrenze von *Roumanicus* zwischen Düna und Ural (s. Abb. 10) kein Hinderungsgrund für die Annahme, daß die Gegend um den 55. Grad nördl. Breite eine klimatische Grenze für den Weißbrustigel ist.

Wenn wir diese Hypothese annehmen, erscheint die jetzige Verteilung der beiden Igel ganz verständlich. Im milden Klima der Ancyclus- und Litorinazeit ist der Ostigel wohl auch nach Nordrußland vorgedrungen, ungehindert durch den Westigel, der inzwischen seinen langen Weg nach Schweden und Finnland machte. Bei der späteren Verschlechterung des Klimas zog er sich dann wieder mehr nach Süden zurück, während der Westigel von Norden in die von jenem bewohnt gewesenen Gebiete einzog. Der Rückzug des Ostigels kam dann bei der Stabilisierung des Klimas etwa auf seiner heutigen Nordgrenze zum Stehen, während der Westigel sich weiter nach Süden und Osten ausbreitete. Im Süden konnte er nicht weiter als bis zu der durch den Ostigel gebildeten biologischen Grenze vordringen, während er östlich den Ural überquerte und nach Asien eindrang, wo er sich vielleicht auch jetzt noch immer weiter nach Osten vorschiebt. Ob der Ostigel in der Litorinazeit auch das Baltikum nördlich der Düna bewohnte und später dann hier von dem Westigel „assimiliert“ wurde, oder ob er die Düna niemals überschritten hat, läßt sich kaum mehr entscheiden.

## XI. „Hundsigel“ und „Schweinsigel“.

Eine Frage, an der man bei der Untersuchung der europäischen Igel und ihrer Verbreitung nicht vorbeigehen kann, ist die, ob die alte Volksmeinung zu Recht besteht, daß es in unserer Fauna zwei Igelformen — den Hunds- und den Schweinsigel — gibt, und was mit dem einen und dem anderen gemeint ist.

HECK [19, S. 325] schreibt: „Daß es zum mindesten in Norddeutschland, wenn auch vielleicht nicht in Süddeutschland, zwei verschiedene Igelformen gibt, scheint nachgerade doch nicht mehr ganz von der Hand zu weisen: wir haben sie beide im Berliner Zoologischen Garten schon nebeneinander gehabt und haben zur Zeit (Juli 1907) den viel selteneren, spitzschnauzigeren, oben heller bestachelten und unten heller behaarten Schweinsigel wieder, der unter mehreren dunkeln Hundsiegeln geübtem Blick sofort herauszukennen ist.“ An anderer Stelle (S. 327) sagt er: „Das Weibchen unterscheidet sich vom Männchen außer seiner etwas bedeutenderen Größe durch spitzigere Schnauze, stärkeren Leib und lichtere, mehr gräuliche Färbung; auch ist die Stirn bei ihm gewöhnlich nicht so tief herab mit Stacheln besetzt, und der Kopf erscheint hierdurch etwas länger. Das erklärt aber immer noch nicht die Tatsache, daß an den meisten Orten die Leute zwei Abarten des Igels unterscheiden: den Hundsigel, der eine stumpfere Schnauze, dunklere Färbung und geringere Größe haben soll, und den Schweinsigel, dessen hauptsächlichste Kennzeichen in der spitzigeren Schnauze, der helleren Färbung und der bedeutenderen Größe liegen sollen. Im Berliner Zoologischen Garten hat man zudem sowohl braunbäuchige als weißbäuchige Igel beiderlei Geschlechts gehabt, aber auch Zwischenformen.“

In jüngster Zeit hat sich HILZHEIMER mit dieser Frage beschäftigt [24]. Er berichtet, daß nicht nur in Deutschland, sondern auch in Frankreich die beiden Formen unterschieden werden; und zwar soll in Lothringen, wo der Igel in gewissen Volkskreisen auch als Speise dient, nur der Schweinsigel (*hérisson à groin de cochon*), nicht aber der Hundsigel (*hérisson à gueule de chien*) gegessen werden. Der Autor beschreibt zwei Igel aus der Mark Brandenburg (Todnitzsee bei Groß-Besten), die seiner Ansicht nach die beiden Typen darstellen. Seltsamerweise sagt er: „Der Schweinsigel ist dunkler, weil die hellen Stachelspitzen viel kürzer sind. Die Schnauze ist kurz und breit, die Ohren sind verhältnismäßig groß. Der Hundsigel ist heller, die Schnauze ist fein und spitz, die Ohren sind klein.“ Der sog. Schweinsigel ist ein ♂, der Hundsigel ein ♀. Herr Professor HILZHEIMER war so freundlich, mir die beiden Igel zur Untersuchung zu überlassen. Beide sind einwandfreie Stücke von *Europaeus*, das ♂ (M.M.B. 4217) hat die „Formel“ 0,8 6c, das ♀ (M.M.B. 4218) 0,8 1c.

Nach EHİK [10], der durch Messungen an 58 Gipsabgüssen der Schnauzen frisch getöteter Igel (*E. roumanicus*) aus Ungarn — wo das Volk auch zwei Formen unterscheidet — der Lösung des Problems näher zu kommen sucht, soll die Beweglichkeit der Nase des lebenden Igels zwei Typen vortäuschen. „Wittert das Tier, so stellt es die äußeren Nasenflügel (*alae nasi laterales*) auf, und die Schnauze wird stumpf. Schließt das Tier die Nasenlöcher, so schmiegen sich die Nasenflügel nach rückwärts, die Schnauze wird glatt und spitz.“ Ferner kommt er zu dem Schluß, daß die Schnauzen der ♂ spitzer sind als die der ♀, was sich aber nur durch ganz genaue Messungen ermitteln läßt. Geschlechtliche Größenunter-

schiede lassen sich nur statistisch feststellen, und zwar sollen unter ganz jungen und ganz alten Igeln im allgemeinen größere ♂, in mittlerem Alter größere ♀ vorherrschen. Färbungsunterschiede sollen keine Geschlechtsmerkmale sein.

Ein anderer ungarischer Autor, VÁSÁRHELYI [68], hält die Unterscheidung für unbegründet und zeigt uns zwei Aufnahmen eines *E. roumanicus*, der einmal durch Aufstellen der Kopfstacheln als stumpfschnauziger „Hundsigel“, ein anderes Mal durch Anlegen der Kopfstacheln als spitzschnauziger „Schweinsigel“ erscheint.

WETTSTEIN [70] berichtet, daß das Landvolk in der Gegend von Linz auch den spitzschnauzigeren helleren Schweinsigel von dem stumpfschnauzigeren dunkleren Hundsigel unterscheidet. Er hält es für wahrscheinlich, daß in diesem Übergangsgebiet (s. S. 357) mit dem ersten *Roumanicus* und mit dem zweiten *Europaeus* gemeint ist.

In der schwer zu übersehenden Jagdliteratur stößt man gelegentlich auf Notizen, die zeigen, daß von den Jägern auch im allgemeinen die beiden Typen unterschieden werden. So hat AHLBRECHT bei Bebra [1] einige Dutzend von Igeln untersucht, wobei er zwei etwas voneinander abweichende Kopfformen festgestellt haben will. „Die Tiere mit dem längeren Fang waren jedesmal Weibchen, die mit dem kürzeren Männchen.“ Der „Schweinsigel“ soll der jagdlich schädlichere sein, was auch von anderen Gewährsmännern behauptet wird (siehe z. B. [58]).

Recht bemerkenswert ist der Bericht eines Zigeuners [16], — also eines Menschen, der wohl in sehr verschiedenen Gegenden mit Igeln in Berührung gekommen sein dürfte. Er hat, wie die meisten Zigeuner — die ja bekanntlich Igel essen — viele Igel beobachtet und Hunderte ausgeweidet. Er leugnet den Unterschied zwischen „Hunds-“ und „Schweinsigel“, und schreibt: „Die im Walde lebenden sind meist haariger, größer und wilder als die in den Dörfern herumlungern.“

Einem Herrn, der in der Gegend von Reppen (östlich von Frankfurt a. O.) eine Jagd hat, waren auch beide Igel bekannt. Er bezeichnete den mit der spitzen Schnauze als Schweinsigel. Schließlich hat mir Herr Dr. SCHAFF zwei Igel lebend aus der Gegend von Hirschberg am Riesengebirge überbracht, die ein dortiger Bauer als Schweinsigel bezeichnet hatte. Beide sind ♂ von *Europaeus*, für die folgende Symbole gelten: 0,8 7d (M.N.B. 45030) und 0,7 6c (M.N.B. Nr. 45029). Einen sog. Hundsigel konnte ich leider in diesem Jahre von dort nicht erhalten.

Diese wenigen Angaben mögen genügen, da sie schon deutlich zeigen, wie groß die Verwirrung in bezug auf die Schweins-Hunds-Igel-Frage ist. Die Annahme, daß sekundäre Geschlechtsmerkmale die Unterscheidung bedingen, ist sicher von der Hand zu weisen. Wie ich schon bemerkte (S. 333), sind die Geschlechter sowohl bei *Europaeus* als auch bei *Roumanicus* äußerlich nur an der Lage der Genitalöffnungen zu erkennen. Für die Gebiete, in denen beide Formen vorkommen, dürfte wohl die Vermutung WETTSTEINS zutreffen, daß der unterseits hellere spitzköpfige *Roumanicus* der Schweinsigel, der unten meist dunklere stumpfschnauzige *Europaeus* der Hundsigel ist. Dafür spricht z. B. das Begleitschreiben zu dem auf S. 347 erwähnten Igel (M.N.B. Nr. 38382), der im Berliner Zoologischen Garten gefangen wurde. Das Tier, das der Fellzeichnung nach ein *Roumanicus* ist, wird darin als typischer „Schweins-



igel“ bezeichnet, der mit einem Igel aus Bromberg große Ähnlichkeit hat und deutlich von den im Garten gehaltenen „Hundsigeln“ abweicht.

Im Gegensatz zu dieser Annahme steht aber die Tatsache, daß auch in Gebieten, in denen sicher nur eine der beiden Arten heimisch ist, auch zwei Formen unterschieden werden. Z. B. in Frankreich, Ungarn und Mitteldeutschland (Bebra). Vielleicht läßt sich in diesen Fällen die Unterscheidung durch die große individuelle Variabilität der Igel deuten. Wie wir sahen, schwankt bei *Roumanicus* die Größe der weißen Fläche auf der Ventralseite zwischen einem kleinen Brustfleck und einem fast gänzlich weißen Bauch (s. S. 328 und Abb. 4). Im ersten Falle sind die behaarten Teile der Flanken dunkel (z. B. I), so daß der Bauch des lebenden Tieres bei Betrachtung von der Seite — was bei Feldbeobachtung hauptsächlich in Frage steht — dunkel erscheint. Bei stärkerer Ausdehnung greift die Weißfärbung auch auf die Körperseiten über (z. B. V und VI), so daß der Igel bei Seitenbetrachtung weißbäuchig aussieht. Bei *Europaëus* gibt es Stücke mit kräftig braun gefärbten Bauchseiten (z. B. 1), und solche, bei denen die Flanken hellgrau sind (z. B. 8). Die Form der Schnauze wechselt scheinbar bei lebenden Igeln ganz außerordentlich, und zwar nicht nur durch Anlegen oder Öffnen der Nasenflügel, wie EHIK angibt, sondern vor allem auch durch die Beweglichkeit der Kopfhaut, wie ja auch VÁSÁRHELYI gezeigt hat. Zieht das Tier die Stirnhaut nach vorn zusammen, so daß sich die Kopfstacheln sträuben, so erscheint der Schnauzenteil kurz, während bei Glättung der Stirn und Anlegen der Kopfstacheln die Schnauze einen viel längeren Eindruck macht.

Eine wenn auch nicht sehr befriedigende Antwort auf die Frage nach dem „Hunds“- und „Schweinsigel“ in dem Areal nur einer der beiden *Erinaceus*-Arten wäre dann, daß helle Exemplare, die bei Beobachtung ihre Schnauze „lang“ machen als Schweinsigel, und dunkle, die die Schnauze „zusammenziehen“, als Hundsigel angesprochen werden.

Die große Variabilität innerhalb der Art, die vielfach als geographisch gedeutet wird, kommt beispielsweise auch in der Aufstellung der vielen Unterarten von *Europaëus* zum Ausdruck. Die „geographischen Rassen“ leben z. T. in den gleichen oder eng benachbarten Gebieten. In Nord-Portugal soll der dunkle *E. europaeus europaeus* vorkommen, im Süden dagegen der sehr helle *E. europaeus hispanicus* und in Mittel-Portugal auch Zwischenformen [59]. Ähnlich ist es wohl in der Süd-schweiz und Norditalien, wo *E. europaeus europaeus* mit dem hellen *E. europaeus italicus* zusammentrifft. Ob die Bevölkerung dieser Länder auch eine entsprechende Unterscheidung macht, weiß ich nicht.

## XII. Zusammenfassung.

Auf Grund von Funden des Ost- oder Weißbrustigels, *Erinaceus roumanicus*, bei Berlin, der bisher nur aus Osteuropa bekannt war, wurde die Verbreitung der europäischen *Erinaceus*-Formen an größerem Material untersucht.

Die europäischen *Erinaceus*-Formen lassen sich in den *Europaeus*-Rassenkreis und den *Roumanicus*-Artenkreis gliedern. Bis auf wenige Ausnahmen, die wohl als Bastarde anzusehen sind, sind die Angehörigen der beiden Gruppen durch Fellzeichnung und Schädelmasse gut zu unterscheiden.

Der *Europaeus*-Kreis — die West- oder Braunbrustigel — ist durch einen Maxillareindex (Mi) von der Größe 1 oder weniger, Verdunklung der Brust und besondere Zeichnungselemente des Kopffelles charakterisiert, während der *Roumanicus*-Kreis — die Ost- oder Weißbrustigel — einen Mi von 1,1 oder mehr, eine weiße Brust und andere Zeichnungselemente des Kopffelles hat.

Der *Europaeus*-Kreis ist über ganz Westeuropa bis etwa zum 14. Grad ö. L., sowie in Südschweden, Südfinnland, den nördlichen baltischen Ländern und Nordrußland verbreitet. Seine nördliche Verbreitungsgrenze liegt etwa zwischen dem 59. und 62. Grad n. B. Die Südgrenze im Osten wird ungefähr durch die Düna und den 55. Grad n. B. dargestellt.

Der *Roumanicus*-Kreis bevölkert die Gebiete Osteuropas östlich des 14. Grades ö. L. und südlich der Düna und des 55. Grades n. B.

Beide Igel dringen in Asien bis etwa in die Gegend von Tobolsk in Westsibirien vor.

Die ostsibirischen Igel (*E. dauuricus* und *amurensis*) stehen dem *Roumanicus*-Kreis näher als dem *Europaeus*-Kreis.

In den Grenzgebieten zwischen *Europaeus* und *Roumanicus* in Mitteleuropa sind einige Igel, die die Merkmale beider Formen zeigen, gefunden worden. Man kann wohl annehmen, daß es Bastarde sind.

Wenn dies zutrifft, scheint bei der (bis jetzt aber noch nicht nachgewiesenen) Kreuzung der beiden Formen der Maxillareindex von *Europaeus* und die Bauchzeichnung von *Roumanicus* dominant zu sein<sup>1)</sup>.

Die Grenze zwischen den beiden Formen sind — auch wo keine geographischen Schranken bestehen — ziemlich scharf, was wohl darauf beruht, daß Überläufer in dem Areal der anderen Form sehr schnell durch Kreuzung „assimiliert“ werden.

Für das Zustandekommen der heutigen Verbreitung der beiden Igelformen in Europa erscheint folgende Hypothese am wahrscheinlichsten: Durch die Eiszeit wurde die tertiäre Igelfauna Europas in zwei geographisch voneinander isolierte Gruppen, den West- und den Ostigel auseinander gesprengt. Während dieser diluvialen Isolierung bildete sich im Westen, in Frankreich und den Mittelmeerlandern, der Braunbrustigel, und im Osten, dem pannonisch-pontinischen und sibirisch-amurischen Gebiet, der Weißbrustigel aus.

Bei der postglazialen Wiederbesiedlung bevölkerte der Braunbrustigel Westeuropa und drang auch in dem milderen Klima der Ancyclus- und Litorinazeit über Nordschweden nach Finnland vor. Der Weißbrustigel besiedelte Osteuropa. Er kann sich in dessen nördlichen Teilen aus klimatischen Gründen (er ist vielleicht wärmebedürftiger als der Braunbrustigel) nicht halten, so daß diese Areale von dem Braunbrustigel von Finnland her besiedelt werden konnten.

<sup>1)</sup> S. Nachtrag S. 382.

Die weitverbreitete Volksmeinung, daß es zwei Igelformen, den hellen spitzschnauzigen „Schweinsigel“ und den dunklen stumpfschnauzigen „Hundsigel“ gibt, beruht in den Gebieten, in denen *Europaeus* und *Roumanicus* gemeinsam vorkommen, wohl auf einer Unterscheidung dieser beiden Formen. In Gebieten, in denen nur einer der beiden Igel vorkommt, wird diese Unterscheidung vielleicht durch die starke individuelle Variabilität innerhalb jeder der beiden Gruppen verursacht.

#### Literatur.

(Aus den mit \* versehenen Arbeiten sind Fundorte für die Karte der Taf. 2 entnommen.)

- \*1. Ahlbrecht, W., 1931: Der Igel als Jagdschädling. Dtsch. Weidwerk **86**, S. 348-349. — \*2. Altobello, G., 1924: Nuove forme di mammiferi italiani del Molise e dell'Abruzzo. Rend. Union zool. Monit. zool. Ital. Fierenze. **35**, S. 25-37. — 3. Barrett-Hamilton, G. E. H., 1900: Note on the common hedgehog (*Erinaceus europaeus*, Linnaeus) and its subspecies or local variations. Ann. Mag. of Nat. Hist. Ser. 7, 5, S. 360-368. — 4. Bate, D. M. A., 1905: On the Mammals of Crete. Proc. Zool. Soc. London **2**, S. 315-323. — 5. \* Bianchi, V., 1906: Le hérisson *Erinaceus europaeus* Linn. au gouvernement de St. Pétersbourg. Ann. Musée Zool. Acad. Impér. Sciences St. Pétersbourg **11**, S. II-III. — \*6. Dal Plaz, G. B., 1927: I mammiferi fossili e viventi delle Tre Venezie. 1: Insectivora. Riv. Soc. Studi Trentini **8**, S. 1-24. — 7. Depéret, Ch., 1887: Recherches sur la succession des Faunes de Vertébrés miocènes de la vallée du Rhone. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon **4**, S. 45-313. — 8. Ehik, J., 1913: Die präglaziale Fauna von Brassó (Vorl. Mitt.). Közlöny Földtany, Budapest **43**, S. 136-150. — \*9. 1928: An extra molar in the Eastern Hedgehog, *Erinaceus roumanicus*. J. Mammal. Baltimore **9**, S. 148-149. — \*10. 1932: Über die Berechtigung des Namens Hundsigel und Schweinsigel. Allatani Közlemenyek **29**, S. 78-83. — 11. Eisentraut, M., 1933: Winterstarre, Winterschlaf und Winterruhe. Mitt. a. d. Zool. Mus. Berlin S. 48-63. — 12. Ekman, S., 1933: Die biologische Geschichte der Nord- und Ostsee. Tierwelt d. Nord- u. Ostsee Ib, Lfg. 23. — 13. Fabiani, R., 1919: I mammiferi quaternari della regione veneta. Mem. Ist. Geol. Padova **5**, S. 1-174. — \*14. Festa, E., 1914: Escursioni zoologiche del Dr. E. Festa nell'isole di Rodi. Torino Boll. Mus. Zool. Anat. **29**, 686, S. 1-21. — 15. Filhol, H., 1891: Études sur les mammifères fossiles de Sansan. Ann. sc. géol. **21**, S. 1-314. — 16. Fr., R., 1910: Ein Zigeuner über den Igel als Mäusefänger. Kosmos **7**, S. 264. — \*17. Grevé, K. v., 1909: Säugetiere Kur-, Liv-, Estlands. Riga. — 18. Hecht, G., 1933: Die Reptilien und Amphibien der Insel Bornholm. Zoogeographica **1**, S. 303-332. — 19. Heck, L., 1912: Die Säugetiere, 1. Brehms Tierleben, 4. Aufl., 10. Leipzig. — 20. Herter, K., 1932: Zur Fortpflanzungsbiologie des Igels. Zs. f. Säugetierk. **7**, S. 251-253. — 21. 1933: (Unter Mitarbeit von K. Sgonina): Dressurversuche mit Igeln, I. Zs. f. vgl. Phys. **18**, S. 481-515. — 22. 1933: Gefangenschaftsbeobachtungen an europäischen Igeln (*Erinaceus europaeus* L.). Zool. Jahrb. (Syst.) **65**, S. 65-98. — 23. 1933: Gefangenschaftsbeobachtungen an europäischen Igeln, II. Zs. f. Säugetierk. **8**, S. 195-218. — 24. Hilzheimer, M., 1932: Hundsigel und Schweinsigel. Naturdenkmalpflege - Naturschutz Nr. 14, S. 111-112. — 25. Köppen, W. u. A. Wegener, 1924: Die Klimate der geologischen Vorzeit. Berlin. — 26. Lönnberg, E., 1900: Note on the individual variation of the common hedgehog (*Erinaceus europaeus* Linn.).

- Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7, 5, S. 542-544. — \*27. **Loring, I. A.**, 1921: Notes on the European Hedgehog. J. Mammal. Baltimore 2, S. 110-111. — 28. **Lütt-schwager, H.**, 1930: Die tiergeographische Eingliederung des Weichsel-Nogat-deltas. Arch. Zool. Ital. 16 (Atti 11 Congr. int. zool. Padova), S. 1230-1238. — \*29. 1931: Die Säugetiere des Danziger Gebietes und der früheren Provinz Westpreußen. Schr. d. Naturf. Ges. Danzig, N. F., 19, S. 21-36. — 30. **Lydekker, R.**, 1885: Catalogue of the fossil mammalia in the British Museum 1. London. — 31. 1886: Description of the Cranium of a new species of *Erinaceus* from the Upper Miocene of Oeningen. Quart. Journ. Geol. Soc. 42, S. 23-25. — \*32. **Matschie, P.**, 1901: Rumänische Säugetiere. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin, S. 229-231. — 33. **Meise, W.**, 1928: Die Verbreitung der Aaskrähe (Formenkreis *Corvus corone* L.). Journ. f. Ornith. 76, S. 1-203. — 34. **Mertens, R.**, 1928: Zur Naturgeschichte der europäischen Unken (*Bombina*). Zs. f. Morphol. u. Oekol. d. Tiere 11, S. 613-623. — \*35. **Miller, G. S.**, 1912: Catalogue of the mammals of Western Europe. London. — \*36. **Mohr, E.**, 1931: Die Säugetiere Schleswig-Holsteins. Hamburg. — \*37. **Ognew, S. J. u. J. N. Gorbatschew**, 1910: Säugetiere des südöstlichen Teils des Orlowschen Gouvernements. Nachr. d. Ges. z. Erforsch. d. Nat. i. Orlowsch. Gouvernement 9. Orel-Kiew. — \*38. u. **K. A. Worobjew**, 1923: Fauna der Landwirbeltiere des Gouvernements Woronesch. Moskau. (Russ.) Referat von **H. Grote** in „Pallasia“ 11, 1. 1924. — \*39. 1925: Mammifères du Gouv. de Samara et de la province de l'Oural. Bull. Soc. Nat. Moskau 33, S. 1-14. (Russ. m. franz. Résumé.) — \*40. 1928: The Mammals of the Eastern Europe and of the Northern Asia, I. Moskau-Leningrad. (Russ.). — 41. **Pax, F.**, 1921: Die Tierwelt Schlesiens. Jena. — 42. 1925: Die Wirbeltierfauna von Schlesien. Berlin. — 43. **Pratje, O.**, 1931: Einführung in die Geologie der Nord- und Ostsee. Tierwelt d. Nord- u. Ostsee I, d1. — 44. **Rensch, B.**, 1933: Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. Zool. Anz. 6, Suppl. S. 19-83. — 45. **Roger, O.**, 1896: Verzeichnis der bisher bekannten fossilen Säugetiere. 32. Bericht d. Naturw. Ver. f. Schwaben u. Neuburg i. Augsburg. — 46. **Salomonsen, F.**, 1931: Diluviale Isolation und Artbildung. Proc. of the 7. Int. Ornith. Congr. Amsterdam 1930, S. 413-438. — \*47. **Satunin, K. A.**, 1901: On a new hedgehog from Transcaucasia; with revision of the species of the genus *Erinaceus* of the Russian Empire. Proc. Zool. Soc. London. — \*48. 1905: Die Säugetiere des Talysch-Gebietes und der Mugansteppe. Mitt. d. Kaukas. Mus. 2, S. 263-394. — \*49. 1906: Über neue und wenig bekannte Igel des Zoologischen Museums der Kais. Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg. Ann. Mus. Zool. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg 11, S. 167-190. — \*50. 1907: Zwei neue Igel aus West-Transkaukasien. Zool. Anz. 31, S. 233-235. — \*51. 1908: Die Säugetiere des nordöstlichen Ciskaukasiens. Mitt. d. Kaukas. Mus. 3, S. 143-174. — \*52. 1908: Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna Kaukasiens und Transkasiens. Ebd. 4, S. 102-141 u. S. 286-300. — 53. **Schlosser, M.**, 1888: Die Affen, Lemuren, Insektivoren usw. des europäischen Tertiärs. Beitr. z. Paläontol. Österr.-Ungarns 6, S. 1-224. — 54. (Unter Mitwirkung von **F. Birkner** u. **H. Obermaier**), 1909: Die Bären- oder Tischoferhöhle im Kaisertal bei Kufstein. Abh. d. K. Bayr. Akad. d. Wiss. 2. Kl. 24, Abt. 2, S. 385-506. — 55. 1925/26: Die Säugetierfauna von Peublanc (Dép. Allier). Glasnik Prirodosl. družt. Zagrb. 38/39, S. 372-394. — 56. **Schulze, P.**, 1927: Die Tierwelt Deutsch-

lands zur Eiszeit und die Wiederbesiedlung im Postglazial. 2. Jahresber. d. Meckl. Landes-Univ.-Ges. f. d. Jahr 1926, S. 7-25. — \*57. **Schuster, W.**, 1919: Neues vom Igel. Bull. mens. soc. Nat. Luxemburg, N. S., 18, S. 17-19. — 58. **Schwarzlose, W.**, 1928: Der Igel als Jagdschädling. Wild u. Hund 34, S. 810. — \*59. **Seabra, A. F. de & D. de Sévargas**, 1922: Notes sur le hérisson du Portugal. Bull. Soc. Port. Sc. Nat. Lissabon 9, S. 51-57. — \*60. **Serebrennikow, M. K.**, 1930: Album einiger osteuropäischer, westsibirischer und turkestanischer Säugetiere. Zs. f. Säugetierk. 5, S. 96-104. — \*61. **Skalom, W. N.**, 1928: Zur Systematik und Verbreitung des europäischen Igels in Westsibirien. Zool. Anz. 78, S. 67-76. — 62. **Smolian, K.**, 1933: Die Bisamratte (*Fiber zibethicus* L.). Der Biologe 2, S. 282-286. — \*63. **Stein, G.**, 1929/30: Zur Kenntnis von *Erinaceus roumanicus* B.-Hamilt. Zs. f. Säugetierk. 4, S. 240 bis 250. — 64. 1931: Beiträge zur Kenntnis einiger mitteleuropäischer Säuger. Mitt. Zool. Mus. Berlin 17, S. 273-298. — 65. **Stresemann, E.**, 1919: Über die europäischen Baumläufer. Verh. d. Ornith. Ges. Bayern 14, S. 39-74. — 66. **Stromer, E.**, 1928: Wirbeltiere im obermiocänen Flinz Münchens. Abh. Bayr. Akad. d. Wiss. 32, S. 1-71. — 67. **Thomas, O.**, 1918: The hedgehog of Palestine and Asia minor. Ann. Mag. Nat. Hist. 2, S. 211-213. — 68. **Vásárhelyi, St.**, 1932: Schweinsigel oder Hundsigel? Allatt. Közlem. 29, S. 72-75. — 69. **Vogel, R.**, 1933: Tierreste aus vor- und frühgeschichtlichen Siedlungen Schwabens. 1.: Die Tierreste aus den Pfahlbauten des Bodensees. Zoologica 31, 82, S. 1-109. — \*70. **Wettstein-Westersheim, O.**, 1925: Beiträge zur Säugetierkunde Europas. Arch. f. Naturgesch. A. 1, S. 139-163. — 71. **Woldstedt, P.**, 1929: Das Eiszeitalter. Stuttgart.

### Nachtrag bei der Korrektur.

Während der Drucklegung sind drei Arbeiten erschienen, die sich mit der Verbreitung von *Erinaceus europaeus* und *roumanicus* befassen: H. REBEL (Die freilebenden Säugetiere Österreichs. Wien u. Leipzig 1933) hält es für fraglich, ob der Weißbrustigel auch in Österreich vorkommt. Diese Frage dürfte wohl nach meinen Ausführungen auf S. 350/51 entschieden sein. Nach brieflicher Mitteilung von Herrn Prof. REBEL finden sich im Wiener Museum außer den WETTSTEINSCHEN Weißbrustigeln zwei *E. roumanicus* aus Pickern bei Marburg (15° 39' ö. L.) — also von einem südslawischen Fundort unfern der jetzigen österreichischen Grenze. H. SCHAEFER (Säugetiere Ostdeutschlands [I.]. Ostdeutscher Naturwart H. 3 S. 177-182. 1933) schreibt: „*E. europaeus* L. bildet bei uns zwei geographische Rassen (nach MILLER Arten); bis zur Oder überwiegt deutlich die westliche, *europaeus*; weiter ostwärts tritt dann *roumanicus* zunehmend in Erscheinung.“ W. HEROLD (Zur Kleinsäugetierfauna der Inseln Usedom und Wollin. Dohrniana 13 S. 176-196. 1934) fand beide Arten etwa in gleicher Anzahl (5 *europ.*, 4 *rouman.*) in und bei Swinemünde. Herr Dr. HEROLD war so liebenswürdig, die Bauchzeichnungen einiger dieser Igel nach meinem Schema zu bestimmen:

4 *europaeus* entsprechen Nr. 3 und 3 *roumanicus* Nr. III. Im April 1934 ist es ihm gelungen, von Wollin (zwischen Misdroy und Vietzig) einen Igel zu erhalten. Es war ein ♂ mit der Bauchzeichnung III und einem Mi von 1,2. Aus Hinterpommern habe ich inzwischen noch drei Igel lebend bekommen; ein ♀ aus Lauenburg mit der Fellzeichnung V<sub>D</sub> und zwei ♀♀ aus Schivelbein, die ich als III<sub>A</sub> und VI<sub>G</sub> bestimmte. In Wolfshau bei Krummhübel (Riesengeb.) wurde (von Herrn DENZER) 1 ♀ mit der Bauchzeichnung V beobachtet.

Aus der Provinz Brandenburg lagen mir noch folgende Beobachtungen vor:

	Grunewald b. Berlin	♀ 2 a lebend
	„ „ „	♂ 2 a „
	„ „ „	♂ 1 a „
	Kaulsdorf b. Berlin	♂ 1 a „
	„ „ „	♂ 4 a „
	Marienfelde b. Berlin	♂ 0,8 nur Schädel
	Rauen b. Fürstenwalde	♀ 6 c lebend
Gelände d. Heil- u. Pflege- anstalt	} Buch b. Berlin	♂ 1,1 V <sub>E</sub>
		♀ 1,2 V <sub>F</sub>
Gelände d.		
K.W.I. f. Hirnforsch.	„ „ „	♀ 1,0 VI <sub>H</sub>

Die drei letzten Funde sind von besonderem Interesse, da sie nochmals zeigen, daß in dem Grenzgebiet bei Berlin neben Igel, die phänotypisch zu *roumanicus* zu stellen sind, Stücke vorkommen, die mit der Fellzeichnung von *roumanicus* den Mi von *europaeus* vereinigen (s. S. 358).

Der auf S. 313 angeführte Weißbrustigel, der den Anstoß zu dieser ganzen Untersuchung gegeben hat, ist am 20. VII. 34 infolge eines Geschwürs gestorben. Sein Mi ist 1,2. Er war also wenigstens phänotypisch ein „echter“ *roumanicus*. Auch einige der anderen Igel, die bei Niederschrift der Arbeit noch lebten, sind inzwischen gestorben, so daß ich jetzt der Vollständigkeit halber ihre Mi-Werte angebe: 1 ♂ und 2 ♀♀ des auf S. 361 erwähnten *Europaeus*-Wurfs aus Berlin, dessen Angehörige alle die Fellzeichnung 6c hatten, hatten Indices von 0,8, 0,8 und 0,9, der Vater 0,7. Für ein ♂ aus Köln ergibt sich: 0,8 3i; für ein ♂ aus Züsch bei Trier: 0,7 3b; für ein ♂ aus Prag: 1,1 III<sub>H</sub> und für ein ♀ aus Prag 1,1 III<sub>A</sub>. Am 16. IX. 34 fand Herr Dr. K. ZIMMERMANN ein ♂ von *E. europaeus* auf der Nossenheimer Heide b. Malchow in Mecklenburg.

Ein viertägiger Aufenthalt auf der Greifswalder Oie im August 1934 gab mir Gelegenheit, die dortigen Igel (s. S. 352) zu untersuchen. Ich fing drei ♂♂ mit der Fellzeichnung 6a, ein ♂ mit 2a, ein ♀ mit 2a und ein ♀ mit 4g. Der Schädel eines totaufgefundenen Igels hatte einen Mi von 0,9. Ein von Herrn Dr. BANZHAF im vorigen Jahr gefundener Schädel ergab (nach Messung von Herrn Dr. HEROLD) den Index 0,8. Die Vermutung, daß die Oie-Igel zum *Europaeus*-Kreise gehören (s. S. 352), hat sich also bestätigt.

Die auf S. 358 erwähnten Kreuzungsversuche haben nun endlich den ersten Erfolg gezeitigt. Am 24. Juni 1934 warf ein *Europaeus*-Weibchen (mit der Fellzeichnung 1c) aus der Umgebung von Halle a. S. 5 Junge (1 ♀ u. 4 ♂♂). Der Vater war ein *Roumanicus* aus Prag mit der Fellzeichnung III<sub>E</sub>. Alle 5 Junge, die jetzt (September) ausgewachsen sind, zeigen *Roumanicus*-Musterung. Die Fellsymbole sind: IV<sub>E</sub>, III<sub>E</sub>, IV<sub>E</sub>, III<sub>E</sub>, I<sub>E</sub>. Die Mi-Werte kann ich noch nicht angeben, da ich die Tiere natürlich noch zur Weiterzucht gebrauchen will. Der Versuch zeigt, daß eine Kreuzung der beiden Formen (wenigstens in der Gefangenschaft) vorkommen kann (s. S. 368), und daß meine Vermutung einer Dominanz der *Roumanicus*-Bauchzeichnung (s. S. 358) richtig ist.

Um festzustellen, ob auch in der Freiheit Kreuzung möglich ist und was im Laufe der Jahre aus einer Mischpopulation wird, habe ich am 15. VIII. 34 die beiden oben erwähnten ♀♀ von *Roumanicus* aus Schivelbein (III<sub>A</sub> und VI<sub>G</sub>), die ich den Bemühungen von Herrn Dr. HEROLD verdanke, zusammen mit zwei *Europaeus*-♂♂ von der Oie (beide 6c) auf dem Ruden ausgesetzt. Der Ruden (13°47' ö. L. und 54°12' n. B.) ist eine ca. 0,5 qkm große langgestreckte Insel, die in der Nähe der Penemündung ca. 2,5 km vom Nordende der Insel Usedom entfernt, in der Ostsee liegt. Sie ist zum großen Teil bewaldet und wird nur von einigen Lotsen mit ihren Familien bewohnt. Soweit bekannt, lebten bisher keine Igel auf der Insel.

Die in dem Nachtrag angeführten neuen 45 Igelfunde bestätigen die aus der Hauptarbeit sich ergebenden Resultate. Ich hoffe, daß ich in den nächsten Jahren über die Ergebnisse der Zuchtversuche im Laboratorium wie auf dem Ruden werde berichten können.

In einem kurzen Bericht über die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit (Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1933, S. 340–344) ist leider ein Flüchtigkeitsfehler untergelaufen. Auf S. 341 Zeile 10 von unten muß es anstatt „Balkanländer“ „Balticumländer“ heißen.

# Die individuelle, ökologische und geographische Variabilität der Wüstenschnecken *Eremina desertorum*, *hasselquisti* und *zitteli*.

Von

Herbert Kaltenbach, Gernrode (Harz).

Mit 7 Abbildungen im Text.

## Inhaltsverzeichnis.

I. <i>Eremina desertorum</i> (Forsk.) . . . . .	385
II. <i>Eremina hasselquisti</i> (Ehrb.) . . . . .	389
III. Biologische Notizen über <i>E. desertorum</i> und <i>E. hasselquisti</i> . . . . .	397
IV. <i>Eremina zitteli</i> O. Boettger . . . . .	399
V. Zusammenfassung . . . . .	403
Literatur . . . . .	404

1774 erwähnt FORSKÅL [1] in seiner „Descriptio animalium“ eine Schnecke aus Ägypten, die er *Helix desertorum* nennt, und von der er nachfolgende Beschreibung gibt: „Testa umbilicata, subrotunda, depressiuscula, anfractibus rotundatis, oblique striatis, labio interiore nulla.

Descriptio: apertura obovato-ovatis supra parum convexa, obtusa, color griseo-ferrugineus, facies duabus tribusve transversis albidis. Suptus convexior quam supra. Diameter pollicarius, altitudo semipollicarius, labio exterior sine limbo.

Inter Cāhīram et Suez in arbusculis deserti.“

Es ist kein Zweifel, daß FORSKÅL hierunter die heute als *Eremina desertorum* bezeichnete Schnecke verstanden hat.

Erst 1831 wird durch EHRENBURG [2] in seinen „Symbolae physicae“ auf die *Helix desertorum* wieder eingehend hingewiesen, auch gibt er eine andere Wüstenschnecke an, die er als eine Varietät der *Helix desertorum* auffaßt und sie var. *hasselquisti* nennt. Er bildet auch eine Anzahl dieser Schnecken ab und bemerkt dazu noch ihre ganz allgemein starke Variabilität. Diese Variabilität wird bis in die jüngste Zeit hinein von den nachfolgenden Untersuchern unterstrichen, und die Folge ist eine Unmenge neuer Namen. So konnte ich aus der Lite-



ratur 28 derartige Namen für Varianten der *Helix desertorum* feststellen, abgesehen von diesem Namen selbst. Das allein zeigt die Unklarheit, welche über diese Schneckenformen herrschte, die trotz morphologischer und anatomischer Untersuchungen nicht beseitigt werden konnte. Ich möchte auf diese Arbeiten nicht weiter eingehen, sondern nur jene größere diesbezügliche Arbeit von WIEGMANN nennen, die KOBELT [3] in der Iconographie im Auszug wiedergibt. Aber auch die verschiedenen anatomischen Untersuchungen brachten keine Klärung, sondern vermehrten nur die Unklarheiten durch die Verschiedenartigkeit der Befunde.

Schon seit Jahren beschäftigte mich die *Eremina desertorum* lebhaft, und bei wiederholten Reisen in Ägypten, die mich durch das ganze Land führten, konnte ich über 9000 Gehäuse dieser Schnecke von den



Abb. 1. *Eremina d. desertorum*. Pyramiden von Gizeh (nat. Gr.).

verschiedensten Fundplätzen aufsammeln und auch lebendes Material konservieren. Ich bekam bald Zweifel an der Einheitlichkeit der als *Eremina desertorum* (und Varietäten) bezeichneten Art und begann Untersuchungen, bei denen ich in liebenswürdigster Weise von Dr. RENSCH, Abteilungsleiter am Zoologischen Museum Berlin, unterstützt wurde; durch ihn stand mir das Material der dortigen Sammlung zur Verfügung, auch erhielt ich durch seine Vermittlung die entsprechenden Teile der SENCKENBERG'schen Sammlung aus Frankfurt a. M. Für meine Untersuchungen, über die ich im folgenden berichten möchte, konnte ich im ganzen über rund 9800 Gehäuse verfügen.

Betrachtet man große Mengen der *Eremina desertorum*, so wird man bald eine deutliche Trennung in zwei große Gruppen vornehmen können. Es sind dies in der ersten Gruppe Gehäuse, die gleichmäßig fein gerippt sind, aber sonst in der Größe variieren, sowie in der zweiten Gruppe Gehäuse, die im ganzen glatter sind, vielfach etwas runzelig aussehen, aber nur weitläufig gerippt sind, wobei die Breite der einzelnen Rippen sehr wechselt, aber nie mit jener Rippung der Gruppe 1 übereinstimmt. Die beiden Arten der Rippung ist auf der beigegebenen Abb. 1 und 3 deutlich zu sehen.

**I. *Eremina desertorum* (Forsk.).**

Betrachtet man die erste Gruppe genauer und mißt auch die Gehäuse aus, so findet man eine auffallende Gleichförmigkeit in der Gestalt von Palästina über den Sinai bis in die lybische Wüste reichend und auch südlich bis an die Grenze von Oberägypten, von wo mir die südlichsten Exemplare vorliegen.

Bezüglich der Maße sind die Höhenunterschiede auffallend gering, im Durchmesser kommen geringe Schwankungen vor, die Umgangszahlen liegen fast ausnahmslos unter 4 und nur wenige Populationen weichen in der Größe deutlich von der Norm ab (Tab. 1).

Tabelle 1.

*Eremina desertorum.*

Durchschnittszahlen verschiedener Fundplätze von Durchmesser, Höhe und Umgängen.

Fundort	Durchmesser in mm	Durchschnitt	Höhe in mm	Durchschnitt	Umgangszahl	Durchschnitt	Anzahl der Stücke
Pyramiden Abu Roasch 1 . .	19,75–26,50	23,34	14,00–19,25	16,01	3,25–4,00	3,69	132
Pyramiden Abu Roasch 2 . .	21,00–27,00	22,98	13,50–19,00	15,66	3,25–4,25	3,65	240
Pyramiden Gizeh	20,50–26,00	23,10	14,00–18,10	15,93	3,50–4,25	3,79	356
Fayum . . . .	17,50–23,00	20,10	12,00–19,50	13,84			131
Beni Salame . .	22,50–25,00	23,50	15,00–19,50	16,30	4,00–4,25	4,00	13
Nördlich Wadi Liblabe . . . .	20,25–26,25	23,47	13,50–18,25	15,25	3,25–4,25	3,54	182
Gebel Chaschab (Kairo) . . . .	20,00–26,00	23,01	12,50–18,50	14,86	3,25–4,00	3,57	228
Kl.-verst. Wald. (Kairo) . . . .	19,00–26,00	22,69	12,25–17,75	15,04	3,25–4,00	3,65	462
Suezstr. km 5 . .	20,50–27,50	23,43	14,00–18,50	15,61	3,25–4,00	3,60	259
„Oberägypten“ . .	22,50–25,00	23,27	15,25–17,75	16,27	3,50–4,25	3,77	10
Wadi Natrum . .	20,00–24,25	21,36	12,50–18,00	14,95	3,25–4,25	3,64	43
Mosesberg(Sinai)	23,20–26,50	25,09	15,50–18,50	17,32	4,00–4,00	4,00	5
El Arisch . . . .	23,00–27,00	24,66	16,00–18,50	17,32	4,00–4,50	4,09	13
Berseba . . . . .	22,50–26,75	25,56	17,50–19,00	17,75	4,00–4,00	4,00	5

Die Färbung wechselt von reinem Weiß, das ich auch bei lebenden Exemplaren häufig fand, über bräunliche Fleckungen und Bänderungen

ratur 28 derartige Namen für Varianten der *Helix desertorum* feststellen, abgesehen von diesem Namen selbst. Das allein zeigt die Unklarheit, welche über diese Schneckenformen herrschte, die trotz morphologischer und anatomischer Untersuchungen nicht beseitigt werden konnte. Ich möchte auf diese Arbeiten nicht weiter eingehen, sondern nur jene größere diesbezügliche Arbeit von WIEGMANN nennen, die KOBELT [3] in der Iconographie im Auszug wiedergibt. Aber auch die verschiedenen anatomischen Untersuchungen brachten keine Klärung, sondern vermehrten nur die Unklarheiten durch die Verschiedenartigkeit der Befunde.

Schon seit Jahren beschäftigte mich die *Eremina desertorum* lebhaft, und bei wiederholten Reisen in Ägypten, die mich durch das ganze Land führten, konnte ich über 9000 Gehäuse dieser Schnecke von den

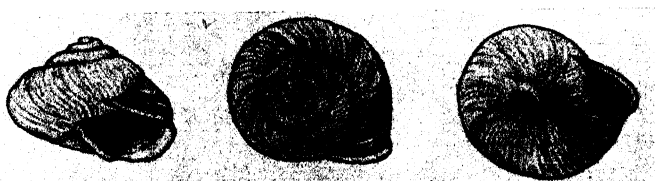


Abb. 1. *Eremina d. desertorum*. Pyramiden von Gizeh (nat. Gr.).

verschiedensten Fundplätzen aufsammeln und auch lebendes Material konservieren. Ich bekam bald Zweifel an der Einheitlichkeit der als *Eremina desertorum* (und Varietäten) bezeichneten Art und begann Untersuchungen, bei denen ich in liebenswürdigster Weise von Dr. RENSCH, Abteilungsleiter am Zoologischen Museum Berlin, unterstützt wurde; durch ihn stand mir das Material der dortigen Sammlung zur Verfügung, auch erhielt ich durch seine Vermittlung die entsprechenden Teile der SENCKENBERG'schen Sammlung aus Frankfurt a. M. Für meine Untersuchungen, über die ich im folgenden berichten möchte, konnte ich im ganzen über rund 9800 Gehäuse verfügen.

Betrachtet man große Mengen der *Eremina desertorum*, so wird man bald eine deutliche Trennung in zwei große Gruppen vornehmen können. Es sind dies in der ersten Gruppe Gehäuse, die gleichmäßig fein gerippt sind, aber sonst in der Größe variieren, sowie in der zweiten Gruppe Gehäuse, die im ganzen glatter sind, vielfach etwas runzelig aussehen, aber nur weitläufig gerippt sind, wobei die Breite der einzelnen Rippen sehr wechselt, aber nie mit jener Rippung der Gruppe 1 übereinstimmt. Die beiden Arten der Rippung ist auf der beigegebenen Abb. 1 und 3 deutlich zu sehen.

**I. *Eremina desertorum* (Forsk.).**

Betrachtet man die erste Gruppe genauer und mißt auch die Gehäuse aus, so findet man eine auffallende Gleichförmigkeit in der Gestalt von Palästina über den Sinai bis in die lybische Wüste reichend und auch südlich bis an die Grenze von Oberägypten, von wo mir die südlichsten Exemplare vorliegen.

Bezüglich der Maße sind die Höhenunterschiede auffallend gering, im Durchmesser kommen geringe Schwankungen vor, die Umgangszahlen liegen fast ausnahmslos unter 4 und nur wenige Populationen weichen in der Größe deutlich von der Norm ab (Tab. 1).

Tabelle 1.

*Eremina desertorum*.

Durchschnittszahlen verschiedener Fundplätze von Durchmesser, Höhe und Umgängen.

Fundort	Durchmesser in mm	Durchschnitt	Höhe in mm	Durchschnitt	Umgangszahl	Durchschnitt	Anzahl der Stücke
Pyramiden Abu Roasch 1 . .	19,75–26,50	23,34	14,00–19,25	16,01	3,25–4,00	3,69	132
Pyramiden Abu Roasch 2 . .	21,00–27,00	22,98	13,50–19,00	15,66	3,25–4,25	3,65	240
Pyramiden Gizeh	20,50–26,00	23,10	14,00–18,10	15,93	3,50–4,25	3,79	356
Fayum . . . .	17,50–23,00	20,10	12,00–19,50	13,84			131
Beni Salame . .	22,50–25,00	23,50	15,00–19,50	16,30	4,00–4,25	4,00	13
Nördlich Wadi Liblabe . . .	20,25–26,25	23,47	13,50–18,25	15,25	3,25–4,25	3,54	182
Gebel Chaschab (Kairo) . . .	20,00–26,00	23,01	12,50–18,50	14,86	3,25–4,00	3,57	228
Kl.-verst. Wald. (Kairo) . . .	19,00–26,00	22,69	12,25–17,75	15,04	3,25–4,00	3,65	462
Suezstr. km 5 .	20,50–27,50	23,43	14,00–18,50	15,61	3,25–4,00	3,60	259
„Oberägypten“ .	22,50–25,00	23,27	15,25–17,75	16,27	3,50–4,25	3,77	10
Wadi Natrum .	20,00–24,25	21,36	12,50–18,00	14,95	3,25–4,25	3,64	43
Mosesberg(Sinai)	23,20–26,50	25,09	15,50–18,50	17,32	4,00–4,00	4,00	5
El Arisch . . .	23,00–27,00	24,66	16,00–18,50	17,32	4,00–4,50	4,09	13
Berseba . . . .	22,50–26,75	25,56	17,50–19,00	17,75	4,00–4,00	4,00	5

Die Färbung wechselt von reinem Weiß, das ich auch bei lebenden Exemplaren häufig fand, über bräunliche Fleckungen und Bänderungen

in verschiedener Tönung bis zu einer kaffeebraunen Farbe, die verhältnismäßig selten ist und mir nur in wenigen Exemplaren vorliegt. Stärker gefärbte Exemplare fand ich hauptsächlich bei den versteinerten Wäldern östlich Kairo, und zwar östlich des Wadi Liblabe, sowie in der Gegend von Suez, im Sinai und östlich davon, sowie an einigen Plätzen in der Gegend östlich des Wadi Natrun westlich vom Niltal. Vorwiegend weiß oder ganz wenig gefärbt sind die Stücke längs der Wüstenstraße Kairo — Suez, westlich längs des Niltals, wo sie mir von Beni Salame im Norden bis zum Fayum im Süden vorliegen und dann wieder aus „Oberägypten“. Auch westlich und südwestlich von Wadi Natrun liegen mir einige fast durchgehend weiße Populationen vor.

Nicht charakteristisch für die *Eremina desertorum* ist die Gestalt der Embryonalwindung, die von manchen Autoren als typisch angesehen wurde, denn sie ist in gleicher Ausbildung häufig auch bei *hasselquisti* und *zitteli* zu finden.

Typisch dagegen für die *Eremina desertorum* ist die Bildung des Nabels, besser gesagt, die Vielgestaltigkeit der Nabelbildung. In der Regel ist der Nabel halb offen, in manchen Populationen, besonders bei der var. *aschersoni*, weit offen, weniger häufig bedeckt, verhältnismäßig selten geschlossen. Häufig wird man auch eine Stumpfkantigkeit des letzten Umganges feststellen können, daneben kann man aber auch gerundete Umgänge beobachten, doch sind diese Rundungen nicht so bauchig wie die Rundungen des letzten Umganges bei der *hasselquisti*.

Zu beachten ist ferner noch die Mündung: der Außenrand beginnt an der Mündungswand stets unterhalb der Kante und verläuft dann etwas nach abwärts und außen bis zu der oft deutlich sichtbaren Kante, um von da in einer leichten Rundung nach abwärts und spindelwärts bis etwa in die Höhe des Nabels zu verlaufen, von wo mit einem mehr oder minder rechtwinkligen Knick die Spindel beginnt. Hierdurch erscheint die Mündung längsoval, auch vieleckig, selten einmal rund. Ferner ist hierdurch die ganze Mündung mehr geradeaus nach vorwärts geöffnet. Der häutige Deckel macht einen pergamentartigen Eindruck und ist dünn.

Erwähnen möchte ich noch, daß ich bei keiner der mir vorliegenden Exemplare der *Eremina desertorum* (es sind rund 4000 Stück) Ansatzringe an der Mündung gefunden habe, wie sie in der Regel bei der *hasselquisti* auftreten. Der letzte Umgang der *Eremina desertorum* ist nicht aufgeblasen. Über die geographische Verbreitung gibt die beiliegende Karte Auskunft. In der Literatur wird die *Eremina desertorum* auch aus Tunis gemeldet, was ich nicht kontrollieren kann,

ferner von Schendi und Sennâr im Sudan. Beide Plätze kenne ich persönlich, in Schendi wäre an sich ein Vorkommen möglich, obgleich ich keine *Eremina desertorum* dort gefunden habe. Sennâr ist völliges Kulturland, was von vornherein schon das Vorkommen ausschließt; auch war ich lange genug in Sennâr und Umgebung und habe viel gesammelt, um sagen zu können, daß diese Schnecke dort nicht vorkommt.

Über die Anatomie der *Eremina desertorum* möchte ich noch einiges bemerken. Bezüglich der Genitalien kann ich bis jetzt nichts Neues mitteilen und muß auf die Arbeit von WIEGMANN verweisen.

Bezüglich der Radula fand ich, daß die Zahl der Zähne bei den zahlreichen von mir untersuchten Stücken von 140–165 in der Querreihe und von 81–89 in der Längsreihe

schwankt. Die Länge der Radula betrug durchschnittlich 5,0 mm, die Breite 1,9 mm. Wichtiger ist der Kiefer, der stets zwei Leisten

hat, wie die Abb. 2 zeigt. (Eine spätere Veröffentlichung über eingehende anatomische Untersuchungen der *Eremina desertorum* und *hasselquisti* möchte ich mir noch vorbehalten.)

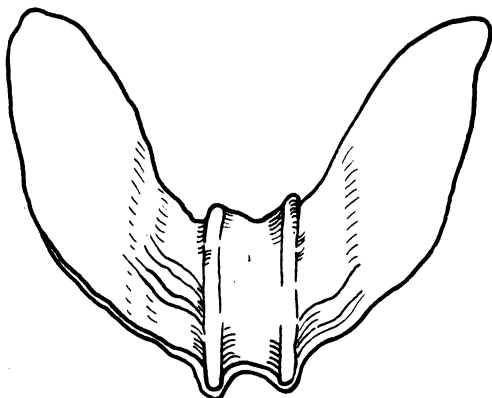


Abb. 2. Kiefer von *Eremina d. desertorum*.  
Pyramiden von Gizeh.

Man kann die früheren anatomischen Untersuchungen bedauerlicherweise kaum verwerten, da höchstens angegeben ist, wo die untersuchten Exemplare herkommen, aber nicht, welcher Art sie angehörten. WIEGMANN schreibt: „Die Radula wird bis zu 7 mm lang und im vordersten breitesten Teile 2,5 mm breit. Sie setzt sich aus 143–155 Quergliedern von 48–1–48 bis 53–1–53 Zahnplatten zusammen.“ Ähnliche Angaben findet man verstreut in der Literatur. Nur JICKELI [5] unterscheidet zwischen *Eremina desertorum* und der var. *hasselquisti*. Von der *Eremina desertorum* teilt er mit, der Kiefer sei halbmondförmig, hätte 2 mm Spannung, sei kräftig dunkelrotbraun und habe 2 starke abgerundete Rippen. Die Radula sei 5 mm lang und 2 mm breit mit stumpf abgerundeter Spitze, hätte 160 Querreihen und 81 Längsreihen.

Diese Angaben von JICKELI stimmen mit meinen Befunden durchaus überein.

Von dem bisher geschilderten Schalentyp der *Eremina desertorum* weicht die var. *aschersoni* beträchtlich ab, die 1887 von REINHARD [6] beschrieben wurde. Sie hat ein bestimmtes Verbreitungsgebiet am Isthmus von Suez bis nach El Arisch, wo die typische *Eremina desertorum* offenbar nicht vorkommt. Es handelt sich hier also um eine geographische Rasse, die *E. des. aschersoni* Reinh. heißen muß. Sie ist wie *E. d. desertorum* fein gerippt, zeigt auch sonst alle charakteristischen Merkmale, ist jedoch erheblich kleiner und stets weit offen genabelt. Die durchschnittliche Breite konnte ich bei 13 Exemplaren mit 19,93 mm, die durchschnittliche Höhe mit 13,44 mm messen; die durchschnittliche Umgangszahl beträgt 3,66. Eine Abweichung vom Typ besteht auch in der Zeichnung, die in einem schmutzigen Grau besteht. Sie ist fast ausnahmslos gebändert. Lebende Exemplare dieser Art lagen mir nicht vor. —

Auf der Karte verzeichnet sind ferner die östlichsten mir bekannten Fundplätze der *Eremina desertorum* bei Berseba (Palästina) und am Toten Meer. Die dort gefundenen Stücke sind so abweichend, daß ich sie als neue geographische Rasse bezeichnen möchte.

Diagnose. Die Schalen sind wie *E. d. desertorum* fein gerippt, der durchschnittliche Durchmesser beträgt 25,56 mm, die durchschnittliche Höhe 17,75 mm, die durchschnittliche Umgangszahl 4,0. Die Farbe ist tiefes Schwarzbraun, manchmal in Flecken, häufiger in Bändern um das Gehäuse gelegt. Die Exemplare sind weit offen genabelt, selten halb bedeckt. Die Rasse ist anscheinend auf Palästina beschränkt. Ich bezeichne sie daher als *Eremina desertorum palästinensis* nov. Lebende Exemplare dieser Rasse standen mir ebenfalls nicht zur Verfügung. — Typus: 1 Schale vom Toten Meer (ROTH leg.) im Zoologischen Museum zu Berlin.

Es gibt dann noch eine weitere Form, die KOBELT 1876 in der Iconographie beschrieb, ohne sie zu benennen. WESTERLUND [4] gab ihr dann den Namen *Eremina desertorum* var. *Kobelti*. Sie ist mir aber sowohl aus dem Delta bekannt, wo sie anscheinend die Wüstenstreifen am Meer bewohnt, als auch von manchen Gegenden des Sinai. Es ist also vielleicht nur eine individuelle oder ökologische Variante. Auch von diesem Typ lagen mir lebende Exemplare nicht vor. Ich führe sie jedoch hier mit auf, da sie früher wiederholt als eine Varietät der *Eremina desertorum* beschrieben wurde.

Diese bisher genannten Ereminen kann man stets ohne die geringsten Schwierigkeiten aus großen Mengen von Wüstenschnecken herausfinden. Die Art und ihre Variabilität ist durchaus einheitlich und geschlossen. Es ist die alte von FORSKÅL beschriebene *Helix desertorum* mit ihren geographischen Rassen *aschersoni* und *palästinensis*.

Fundliste der *Eremina desertorum* (vgl. Abb. 7): „Oberägypten“. — Sinai, Gebel Musa. — Arsinoe bei Suez. — „Suez“. — Wadi Tebin. — „Alexandrien“. — Quatieh auf dem Isthmus von Suez. — Bir el abd auf dem Isthmus von Suez. — El Arisch am Mittelmeer. — Berseba. — Westl. Totes Meer. — „Sinai“. — Ramle bei Alexandrien. — Merimde-Beni Salame, 50 km nördlich der Pyramiden von Gizeh. — Wadi Angabaya nördlich der Pyramiden von Gizeh am Deltarand. — Abu Roasch 1 und 2 nördlich der Pyramiden von Gizeh. — Pyramiden von Gizeh. — Zayet-el-Aryun, südlich der Pyramiden von Gizeh. — Abusir, südlich der Pyramiden von Gizeh. — Fayum 1 aus der Wüste nördlich des Fayum. — Fayum 2 westlich von Fayum 1. — Natrunstraße km 40, Beginn der Straße westlich der Pyramiden von Gizeh. — Natrunstraße, km 90, 110, 150, 160, 165, 190. — Abu Mena. — Wadi Farigh, westlich des Wadi Natrun. — Gazellen-Hügel, westlich des Wadi Natrun. — Suezstraße (d. i. Wüstenstraße zwischen Kairo und Suez), km 3, 5, 23, 63. — Gebel Chaschab und Hügel nördlich Wadi Liblabe, östlich Kairo. — „Kleiner versteinelter Wald“, östlich Kairo.

## II. *Eremina hasselquisti* (Ehrb.).

Bei der Gruppe II sind die Verhältnisse schwieriger, und man hat manchen dieser Schnecken nicht umsonst den Namen var. *irregularis* gegeben. Trotzdem lassen sich auch hier einheitliche Linien feststellen.

Zur Untersuchung und Beurteilung dieser II. Gruppe liegen mir rund 4000 Stücke vor, die ich fast ausnahmslos selber gesammelt habe. Die Fundplätze liegen zum Teil in der Arabischen Wüste, östlich und südlich von Kairo bis ans Rote Meer, von wo ich eine Population aus 800 Meter Höhe habe; ferner aus der Lybischen Wüste, beginnend bei km 150 der Natrunstraße, sowie westlich davon, dann dem Mittelmeere entlang bis Mersa Matruh und von hier südlich bis zur Oase Siwa. Dieses verschiedenartige Vorkommen in 800 Meter Höhe, sowie in unmittelbarer Nähe des Meeres in trockener Wüste, wo nur einige kümmerliche Flechten auf Steinen wachsen, sowie in der Steppe, bedingen naturgemäß ein großes Anpassungsvermögen, das sich in der äußeren Form deutlich äußert. Trotzdem die Lebensmöglichkeiten so vielgestaltig



sind, kommt *E. hasselquisti* nicht in ausgesprochener Sandwüste vor, im Gegensatz zu *E. desertorum*.

Wie ist nun die *Eremina hasselquisti* charakterisiert? Da ist als erstes die schon erwähnte glatte, vielfach runzelige Schale mit weitstehender Rippung zu nennen (Abb. 3), die auf den letzten Umgängen fast stets deutlich ist. Dann, und dies ist ebenfalls ein typischer Gegensatz zur *Eremina desertorum*, ist *hasselquisti* nahezu ausnahmslos geschlossen genabelt.

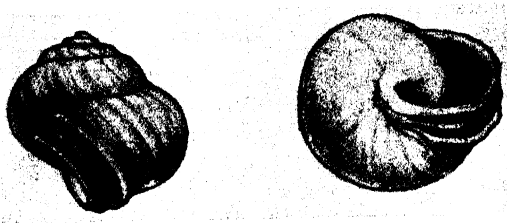


Abb. 3. *Eremina h. hasselquisti*. Wüste südlich Heluan bei Kairo (nat. Gr.).

Die Zeichnung wechselt von einem glänzenden Weiß über Grau zu Fuchsbraun, in der Regel ist sie jedoch einheitlich mattweiß bis schmutzigweiß. Treten Farben auf, so gruppieren sie sich häufig zu Flecken bzw. Bänderungen. Doch treten auch einheitliche braune Färbungen auf.

Typisch für *hasselquisti* sind ferner die Zusatzringe an der Mündung, die zur Benennung der var. *chilembia* Anlaß gaben. Ich möchte aber diese Zusatzringe als ein allgemeines typisches Merkmal der Art auffassen, denn sie kommen außerordentlich häufig vor und sind fast in jeder Population zu finden. Deshalb ist auch die Mündung als ganzes genommen häufig sehr eng. Sie ist normalerweise rund und weit, wird aber durch die Zusatzringe zumeist außerordentlich verändert, gewöhnlich verengt und der Mundsaum verdickt. Öfters ist an dem unteren Außenrand dicht bei der Spindel eine Zahnbildung zu beobachten. Da der Außenrand ziemlich tief an der Mündungswand ansetzt, ist die Mündung nach unten gerichtet. Der letzte Umgang ist stark erweitert, oft etwas bauchig aufgetrieben, weshalb manchen Gehäusen der Name var. *globosa* beigelegt wurde; und in der Tat ist der Gesamteindruck des Gehäuses kugelig, obgleich auch bei ihr Extreme nach beiden Richtungen vorkommen, also gedrückte, aber auch turmförmig erhöhte, bei denen die Höhe größer ist als der Durchmesser. Dies sind ganz typische Gegensätze zu der *Eremina desertorum*.

Hinweisen möchte ich noch auf die durchschnittliche Dickschaligkeit und Festigkeit der Gehäuse. Abweichungen hiervon fand ich bei der Population auf dem hohen Mokattam bei Kairo, wo sich die Dünnschaligkeit auch durch die zahlreichen zertrümmerten Gehäuse kund gibt, sowie auf dem Gebel Atakka, ferner vereinzelt an verschiedenen Fundplätzen. Dünnschalig sind auch die 3 von SCHWEINFURT im Wadi Nook südlich Suez gesammelten Stücke, von denen er bemerkt, daß sie die größten Wüstenschnecken seien, die er je gesehen habe.

Zu erwähnen sind noch die Umgangszahlen: sie variieren etwas nach den einzelnen Fundplätzen, sind aber in sich ziemlich gleich; die durchschnittlichen Zahlen liegen stets über 4. Der Deckel ist meist eine dünne Kalkplatte (Tab. 2).

Wichtig für die Beurteilung ist die Anatomie. Die Geschlechtsorgane sind kaum von denen der *Eremina desertorum desertorum* zu unterscheiden, und z. B. bei JICKELI abgebildet worden. Anders dagegen der Kiefer. Bei den 40 von mir untersuchten Exemplaren der verschiedensten Fundplätze fand ich in der Regel (24mal)

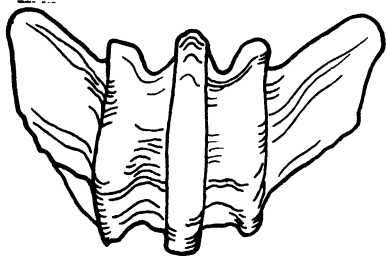


Abb. 4. Kiefer von *Eremina h. hasselquisti*. Oberägypten.

drei Zacken (Abb. 4). Es kommen jedoch auch Kiefer mit 2 (6mal), 4 (8mal) oder 5 (2mal) Zacken vor. Es ist dabei zu beachten, daß ich sowohl zwei, drei oder fünf Zacken bei ein und derselben Population fand. 2 Zacken fand ich nur in den Populationen vom Gebel Atakka und Siwastraße km 86. Hervorzuheben ist ferner noch die Radula, die bei allen von mir untersuchten Exemplaren gleich blieb, ob nun der Kiefer 2, 3 oder 5 Zacken aufwies. Sie hat durchschnittlich in der Quere 170–204 und in der Länge 91 bis 99 Zähne. Die Radula mißt durchschnittlich 2,5 zu 6,0 mm. Bei Kiefer und Radula sind also deutliche Unterschiede gegen *Eremina desertorum desertorum* festzustellen.

Die schon oben erwähnten Populationsabweichungen sind vielfach recht beträchtlich, und vielleicht z. T. auf äußere Einflüsse wie Höhe über dem Meere, Temperatur und Feuchtigkeitsgehalt der Luft oder Futter zurückzuführen.

Nimmt man die mattweiße bis schmutzigweiße, vielfach glänzende, meist kugelige Schale mit Ansatzringen als die Norm an mit einem durchschnittlichen Durchmesser von 29,50 mm und einer durchschnittlichen Höhe von 23,53 mm und von einer durchschnittlichen Umgangs-

Tabelle 2.  
*Eremina hasselquisti*.  
 Durchschnittszahlen verschiedener Fundplätze vom Durchmesser,  
 Höhe und Umgängen.

Fundort	Durchmesser in mm	Durchschnitt	Höhe in mm	Durchschnitt	Umgangszahl	Durchschnitt	Anzahl der Stücke
Gebel Atakka bei Suez . . . . .	25,00–31,50	27,86	16,50–23,50	20,83			177
Bir Gendeli, arab. Wüste . .	24,00–37,00	31,67	20,50–28,50	25,30	3,75–4,50	4,07	63
Wadi Liblabe (Kairo) . . . .	21,50–27,50	22,99	15,00–24,75	17,78	3,50–4,25	4,04	538
Gebel Hof (Heluan) . . .	26,00–32,75	28,64	19,00–26,00	23,05	4,00–4,50	4,12	214
Matruchstraße km 76 . . . . .	25,00–33,50	28,12	18,75–25,50	21,82	3,75–4,50	4,11	99
Siwastr. km 61 .	32,00–44,25	36,63	25,00–35,75	29,96	3,50–5,00	4,28	98
Siwastr. km 86 .	24,50–41,50	33,90	24,00–37,75	27,99	4,00–4,75	4,08	435
Siwastr. km 138	24,50–33,00	28,92	20,25–31,00	23,49	4,00–5,00	4,31	120
Siwastr. km 255	25,00–33,25	28,75	19,50–27,00	21,75	4,00–4,50	4,25	203
Alexandrien und Umgebung . . .	25,50–34,00	27,45	20,00–26,50	22,88	4,00–4,50	4,19	25
Mokattam bei Kairo . . . . .	22,00–31,00	26,39	17,50–24,50	21,88	3,50–4,50	4,08	125
Wadi Ti Turra .	22,00–28,50	26,53	16,00–23,00	20,86	3,75–4,50	4,07	214
Dachberg (Heluan) . . . . .	22,00–27,00	25,00	19,00–24,50	20,88	4,00–5,00	4,50	144
Oberägypten . .	24,00–27,00	25,86	18,50–21,75	20,22	4,00–4,25	4,02	7
Gesamtdurchschnitt .	21,50–44,25	29,50	15,00–37,75	23,53	3,50–5,00	4,22	4065

zahl von 4,22 Umgängen an, sowie geschlossen genabelt, so weichen manche Populationen erheblich hiervon ab.

Da ist zuerst die Population aus dem Wadi Liblabe, etwa 10 km östlich Kairo, an dessen südlichen Abhängen zu nennen. Sie lebt zwischen schwarzem bis graubraunem, kristallinischem Gestein. Die Schale hat einen durchschnittlichen Durchmesser von 22,99 mm, eine durchschnittliche Höhe von 17,78 mm und eine durchschnittliche

Umgangszahl von 4,04 Umgängen. Die Farbe wechselt von grauweiß über rotbraune Flecken und Bänder bis zu tiefbrauner einheitlicher Farbe. Unter 479 Stücken fand ich bei 53 Ansatzringe. Der Mundsaum ist glänzend weiß und häufig umgeschlagen. Der Nabel war 202mal geschlossen, 48mal bedeckt, und 220mal halboffen und 4mal ganz offen. Die Rippung ist typisch wie bei der *Norm*, doch kamen in 120 Fällen zwischen den breiten radiären *hasselquisti*-Streifen die feine Rippung der *Eremina desertorum* vor. Daß diese Form keine besondere Art ist, sondern sich zwanglos in die Gesamtvariabilität einordnet, geht aus der ganzen Konfiguration hervor, sowie aus den Funden bei einer Wanderung vom Wadi Liblabe über das Gebirge nach dem Mokattam bei Kairo, oder südlich nach Heluan, wobei sich langsam aber stetig Größe, Form, Nabelung usw. ändert, bis die Normalform erreicht ist.

Ähnlich verhält es sich bei der Population des Gebel Atakka bei Suez. Es fand sich hier bei 177 Stück ein durchschnittlicher Durchmesser von 27,86 mm und eine durchschnittliche Höhe von 20,83 mm. Der Durchmesser ist also leidlich groß bei geringer Höhe. Die Schalen sind fast ausnahmslos braun bis rotbraun gefärbt, gebändert oder gefleckt, aber keine einheitlich weiß oder braun. Der Nabel ist geschlossen. Neben diesen Abweichungen finden sich alle typischen *hasselquisti*-Merkmale.

Aus der Fülle der weiteren Fundplätze will ich nur noch 3 erwähnen. Da sind zuerst die *hasselquisti* von der Küste des Mittelmeers, die dort meist felsigen, steppenartigen oder Wüstencharakter hat, untermischt mit Sand oder Resten alten Fruchtbodens, denn dies ist ja das Gebiet der besonders fruchtbaren altägyptischen Provinz Mareotis und erst vor etwa 1–1½ Jahrtausenden Wüste geworden. Auch hier sind die Schalen groß, häufig glänzend, meist weiß mit teilweise durchgeführten braunen Bändern oder Flecken. Die Rippung ist typisch, der Nabel durchweg geschlossen, aber die Ansatzringe fehlen in der Regel, dagegen ist die Mündung häufig auffallend erweitert, offenbar deshalb, weil sich das Tier nicht so sehr vor der Trockenheit schützen braucht. Die lebenden Exemplare kleben zu Tausenden an Büschen, sitzen aber auch an den typischen Wüstenflechten auf Steinen, wie in der richtigen Wüste.

Von den verschiedensten Fundplätzen an der Küste entlang bleibt der eben geschilderte Typus auffallend konstant. Geht man jedoch von Matruh aus nach Süden durch angebautes Land, dann durch Steppe, so werden an der Grenze der Wüste bei km 61 der Siwastraße die

Schalen auffallend groß. Die Durchschnittsmaße sind 36,63:29,96:4,28 und die Ansatzringe wachsen bis zu 14,5 mm Breite aus. Diese Schalen sind die größten, die ich je fand. Zu bemerken wäre noch die Tendenz der Ereminen jener Gegenden, besonders um km 80 herum, in die Höhe zu wachsen. Ich fand verschiedene Exemplare, die höher waren als breit, besonders in der Gegend von km 86. Von etwa km 90 ab werden die Schalen deutlich kleiner und erreichen etwa bei km 140 die Normalgröße. Von etwa km 200 an tritt zu dem reinen Weiß der Schalen, das ich an der Siwastraße ausschließlich fand, ein kaffeebrauner Unterton, und bei km 255 fand ich Populationen, die ausschließlich einheitlich kaffeebraun gefärbt waren und sonst aber in keiner Weise von den Normalschalen abweichen. Diese geschilderten verschiedenen Populationen muß man als individuelle Varianten (Kolonievariabilität sensu RENSCH [9]) und z. T. als ökologische Rassen auffassen (Serien mit Ansatzringen, großwüchsige Populationen); sie weichen aber nur in ihrer äußeren Form und Farbe voneinander ab; anatomisch konnte ich keine Unterschiede feststellen.

Es gibt aber nicht nur diese lokalen Rassen mit ihren typischen Kennzeichen, sondern ich fand auch längs der Natrunstraße von etwa km 110 bis etwa km 190 Bastard-Populationen, entstanden aus

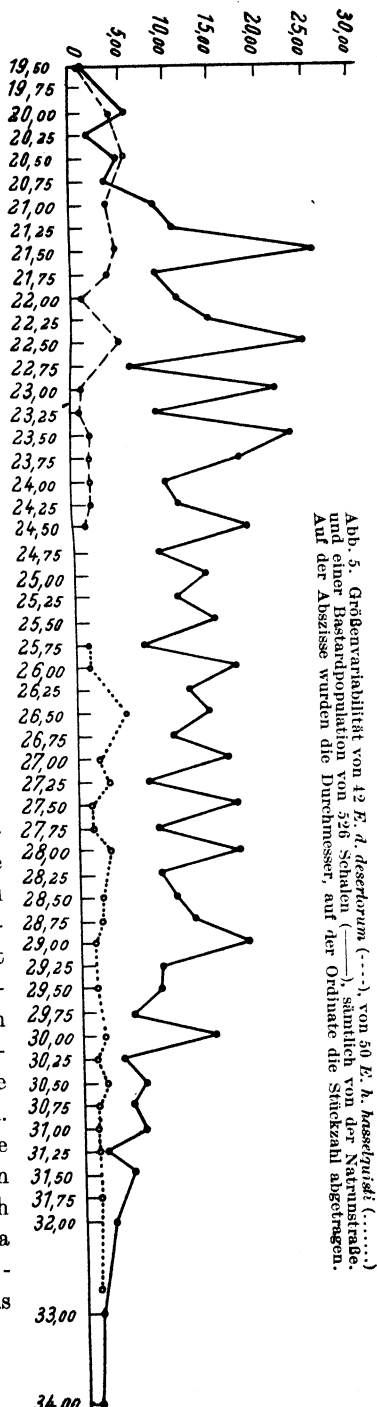


Abb. 5. Größenvariabilität von *E. d. desertorum* (.....) von 50 *E. h. haaspinisi* (.....) und einer Bastardpopulation von 526 Schalen (—), sämtlich von der Natrunstraße. Auf der Abszisse wurden die Durchmessert, auf der Ordinate die Stückzahl abgetragen.

der Vermischung von *Eremina desertorum* mit *Eremina hasselquisti*. Daß es sich um echte Bastarde handelt, zeigen die an den gleichen Plätzen gefundenen reinen Rassen, sowie alle denkbaren Übergänge in Form, Rippung, Nabelung und Größe. Veranschaulicht wird dies durch die beigegegebene graphische Darstellung von Bastardpopulationen und reinen Populationen jener Gegenden (Abb. 5). Man sieht dabei das Ineinanderfassen der an sich getrennten Größen bei *Eremina desertorum* und *Eremina hasselquisti*. Aber nicht nur äußerlich prägen sich diese Bastarde aus, sondern anatomisch konnte ich an Kiefern Abweichungen finden, in dem äußerlich reine *Eremina desertorum* die weit-ausladenden *hasselquisti*-Kiefer zeigten mit 3 und 4 Zacken.

Der Untergrund jener Gegenden ist vorwiegend sandige Steppe. Bei km 165 im Gebiet der Bastardpopulation fand ich auch eine links-gewundene *Eremina desertorum*.

Hervorheben möchte ich noch 6 neolitische *Eremina hasselquisti* von Maadi bei Kairo, die ich der Freundlichkeit von Herrn Professor MENGHIN verdanke. Das Alter schätzt er auf ca. 3500 vor Christi. Bei ihnen ist auffallend, daß sie etwa die Breite der Heluaner Stücke haben, dabei im Verhältnis viel niedriger sind, aber alle typischen *hasselquisti*-Eigenschaften aufweisen, nur keine Ansatzringe. Diese 6 neolitischen Exemplare lagen in der ursprünglichen Schicht und sind nicht nach-träglich hineingekommen.

Hat man die vorstehenden Ausführungen verfolgt, so kann man eine Anzahl Unterschiede feststellen zwischen der *Eremina desertorum desertorum* und der *E. hasselquisti*, die ich in Tabelle 3 zusammen-gestellt habe.

Auf dieser Tabelle ist eine ganze Anzahl typischer, sich stets gleich-bleibender Merkmale bei der *Eremina desertorum desertorum* und *E. hasselquisti* verzeichnet, die nicht als zufällig angesehen werden dürfen, da sie sich an den verschiedensten Fundplätzen stets gleich-bleiben. Da nun die *E. desertorum* und die *E. hasselquisti* gelegentlich zusammen an den gleichen Orten leben oder räumlich nur wenig von-einander getrennt vorkommen und ich nur in einem geringen Raum Bastarde fand, muß man aus dem Mitgeteilten schließen, daß *E. deser-torum* und die bisher sog. „var.“ *hasselquisti* nicht zusammengehören, sondern in sich fest ausgeprägte Arten sind bzw. Rassenkreise (vgl. RENSCH [9]), so daß man zukünftig von einer *E. desertorum* Forskål und einer *E. hasselquisti* Ehrenberg sprechen muß.

Eine zusammenfassende Beschreibung der *E. hasselquisti* lasse ich hier nochmals folgen: Gehäuse grau bis grauweiß, gelegentlich auch

Tabelle 3.

Unterschiede der *Eremina desertorum* und der *Eremina hasselquisti*.

	<i>Eremina desertorum</i>	<i>Eremina hasselquisti</i>
Rippung . . . . .	eng	breit
Ansatzringe . . . . .	keine	sehr häufig
Mündung . . . . .	nach vorn	nach unten
Letzter Umgang . . . . .	nicht aufgeblasen	aufgeblasen
Kiefer (Zacken) . . . . .	2	3, selten 2, 4, 5
Radula, Größe . . . . .	1,9:5,0 mm	2,5:6,0 mm
Radula, Zähne, Durchschnitt	150:85	187:95
Höhe, Durchschnitt . . . . .	15,71 mm	23,53 mm
Durchmesser, Durchschnitt .	22,72 mm	29,50 mm
Umgangszahl, Durchschnitt .	3,82	4,22

mit braunen Flecken und Bändern, wechselnd in verschiedener Tönung bis zur völligen Braunfärbung; letzter Umgang aufgeblasen, Mündung breit, in der Regel rund, nach unten gerichtet, häufig mit Ansatzringen, wodurch dann die Mündung verengt wird. Auf den letzten Umgängen relativ weitstehende, radiäre Zuwachsstreifen, durchschnittliche Höhe 23,53 mm, durchschnittlicher Durchmesser 29,50 mm, durchschnittliche Umgangszahl 4,22 Umgänge. Kiefer breit ausladend, in der Regel mit 3 Zacken, manchmal auch mit 2, 4 oder 5. Radula durchschnittlich 2,5:6,0 mm.

Fundliste der *Eremina hasselquisti* (vgl. Abb. 7): „Oberägypten“. — „Alexandrien“. — Mariut bei Alexandrien. — Ramle bei Alexandrien. — Menacha Yemen. — Mex bei Alexandrien. — Damiette. — Wadi Lutti im nördlichen Gallala (südlich Suez). — Wadi Nook im nördlichen Gallala (südlich Suez). — „Suez“. — Gebel Atakka, Höhe 876 südlich Suez. — Südliche Hügel des Wadi Liblabe östlich Kairo. — Wüste südlich Wadi Liblabe. — Mokattam bei Kairo, verschiedene Fundplätze. — Wadi Tih bei Turra südlich Kairo. — Plateau östlich Turra. — Täler südlich des Plateaus von Turra. — Gebel Hof bei Heluan südlich Kairo. — Dach-Berg bei Heluan. — Wadi Abu Schuscha bei Heluan. — Werner-Tal bei Heluan. — Wadi Tewikije bei Heluan. — Steinbruchtal bei Heluan. — Fourteautal bei Heluan. — Wüste südlich Heluan. — Bir Gendeli zwischen Turra und dem Roten Meer. — Natrun-

straße km 190. — Abu Mena. — Ca. 50 km westlich Natrunstraße km 160. — Matruhstraße (Straße von Alexandrien nach Mersa Matruh), km 76, 80, 100, 105, 176, 207. — Mersa Matruh (Hafenstadt am Mittelmeer). — Siwastraße (Verbindungsline zwischen Mersa Matruh und der Oase Siwa), km 45, 50, 52, 56, 61, 80, 86, 110, 132, 138, 195, 255.

### III. Biologische Notizen über *E. desertorum* und *E. hasselquisti*.

Die *Eremina desertorum* fand ich nur in der Sandwüste. Es ist eigenartig, wie zäh sie an diesem Biotop festhält. In der reinen Gebirgs- oder Felsenwüste habe ich sie nie gefunden, gelegentlich aber auch in Gebirgsgegenden, deren Täler mit Sand angefüllt waren (Pyramiden von Gizeh und Abu Roasch<sup>1)</sup>). Sie ernährt sich dort anscheinend vorwiegend von den zahlreichen stacheligen Sträuchern, die gelegentlich in großen Mengen in den Talsenken stehen. Die lebenden Exemplare sitzen mit Vorliebe an diesen Sträuchern fest, und von einer derartigen Pflanze las ich einmal 50 lebende *Eremina desertorum* ab, die jungen Schnecken nicht mitgerechnet. Daß sie auch Sand frißt (wegen der darin vorkommenden Algen), möchte ich bezweifeln; in dem von mir untersuchten Kot fanden sich stets Pflanzenreste im Gegensatz zu den Untersuchungen von Cook [7]. — Die *E. desertorum* ist vorwiegend ein Nachttier, sitzt unter Tags an Sträuchern, gelegentlich auch mal an Steinen, häufig an deren unteren Seite, so daß sie Schatten hat, oder in Felsspalten, nachts kriecht sie herum. Gelegentlich habe ich frühmorgens nach dem Tauen an meinem Zelt größere Mengen von *E. desertorum* herumkriechen sehen. Aus den Plätzen, an denen sie sich unter Tags aufhält: Felsspalten, schattige Seiten der Steine oder am Stamm von Sträuchern, nicht an deren Zweigen, möchte ich schließen, daß sie die Sonne zum mindesten nicht aufsucht, wie die *Eremina hasselquisti*, sondern sie eher zu meiden sucht.

Über die Zeit der Begattung habe ich keine Beobachtungen machen können. Die Eiablage sah ich wiederholt in der 2. Februarhälfte, indem die Schnecke ein etwa 2 cm tiefes rundes Loch aus dem Sande aushöhlte und dort hinein ihre Eier ablegte. Die Zahl konnte ich leider nicht feststellen. Sie sehen gallertig weißlich aus.

Ich habe nie gehört, daß diese Schnecken gegessen würden.

<sup>1)</sup> Bei den Pyramiden von Abu Roasch, im Wadi Angabaya und an der Suezstraße km 63 fand ich in reiner Sandwüste neben der *E. desertorum* auch *Obelus philamnia*.



Im Gegensatz zu der *E. desertorum* ist der Lebensraum der *E. hasselquisti* ein viel ausgedehnterer und mannigfaltigerer, trotzdem hat auch sie bevorzugte Wohngebiete und dies ist vor allem die Gebirgs- und Steinwüste. Dort kann man sie vielfach in unglaublichen Mengen, an Steinen klebend, gelegentlich aber auch auf dem Boden liegend, finden. Abgesehen von diesen Wüstenarten kommt sie in manchen Gegenden in den Grenzgebieten der Sandwüste vor, doch nur an der Natrunstraße fand ich sie in größeren Gebieten der Sandwüste, und dort hat sie sich auch mit der *Eremina desertorum* verbastardiert; sonst vermeidet sie ängstlich die Sandwüste und es ist eigenartig zu beobachten, z. B. beim Wadi Liblabe östlich von Kairo, und beim „kleinen versteinerten Wald“, wie jede Art an ihrem Wohngebiet festhält und nicht auf das andere Gebiet übergeht, auch keine Bastardierung eingeht. Gerade beim Wadi Liblabe sammelte ich auf den felsigen Südhängen des Tales Hunderte von *E. hasselquisti*, während die die andere Seite des Tales begrenzenden Sandhügel nur von *E. desertorum* bewohnt waren, wo sie zu Tausenden herumlagen. In dem etwa 50 Meter breiten Tale lagen nur leere Schalen der *E. desertorum* und *E. hasselquisti*, die von beiden Seiten hereingespült worden waren. Ebenso verhält es sich weiter östlich beim „kleinen versteinerten Wald“, der aus Sandhügeln besteht und nur von *E. desertorum* bewohnt wird; einige Meter südlich oder westlich beginnt die Felsenwüste und hier wird man nur *E. hasselquisti* finden. Abgesehen von der reinen Wüste, fand ich die *E. hasselquisti* noch in den Steppen- und Halbwüstengebieten, längs des Mittelmeeres, westlich Alexandriens, welches Gebiet sie erst vor 1000 oder 1500 Jahren besiedelt haben kann. An verschiedenen Fundplätzen fand ich sie hier vergesellschaftet mit Fruchtlandschnecken<sup>1)</sup>, den Resten der ehemaligen Fauna. Die *E. hasselquisti* hat jetzt dieses ganze Gebiet bevölkert und kommt lebend bis unmittelbar ans Meer vor.

Hervorheben möchte ich noch das rasche Ansteigen der Schalengröße von Mersa-Matruch am Mittelmeer bis in das Gebiet der *E. zitteli* (s. u.) bei km 40 bis 60 der Siwastraße und dann wieder das langsame Abfallen nach Süden zu. Einen äußeren Anlaß für die Veränderung der Größe vermag ich nicht anzugeben.

Sich begattende *E. hasselquisti* sah ich etwa am 15. Januar; die Eiablage erfolgte bei mir in der Gefangenschaft in Wende Februar-März in der gleichen Weise wie bei der *Eremina desertorum*. Die Stückzahl betrug etwa 10. Die Eier sahen weißlich-gallertig aus.

<sup>1)</sup> *Helix melanostoma*, *Rumina decollata*, *Helicella icmalea*, *Helicella vestalis*, *Helicella eremophila*.

Die einzige Nahrung in der reinen Wüste sind die Flechten, die in großen Mengen an den Steinen wachsen. Dementsprechend fand ich im Kot vorwiegend Pflanzenreste, vereinzelt Algen und Sandkörner.

Eigenartig ist, daß die *E. hasselquisti* in den Tälern mit Vorliebe an den Westhängen lebt, also starke Besonnung bevorzugt. Es ist mir wiederholt vorgekommen, daß ich auf der Westseite eines Tales 50, 100 oder 200 Stück sammelte und auf der Ostseite des gleichen Tales etwa 2 bis 3 Stück.

Für die Bevorzugung der Sonnenbestrahlung spricht auch die Vorliebe, mit der sie auf den Steinen festklebt, nicht auf deren Unterseite oder sonst an einer Stelle, die Schatten bieten könnte. Dies kann man auf der lybischen Hochebene (200 Meter ü. d. M.) beobachten, der trostlosesten Wüste, die ich kenne. Sie ist Hunderte von Kilometern nahezu eben, der Boden ist nur mit Steingeröll bedeckt, keinerlei Vegetation, abgesehen von Flechten. Hier lebt die *E. hasselquisti* in Millionen von Exemplaren und stets direkt der Sonne ausgesetzt. Vor zu großer Wasserabgabe schützt sie sich durch die Ansatzringe, die ich in diesem absolut trockenen Gebiet in einer Breite bis zu 2,4 cm fand, in feuchten Gegenden oder an der Küste fallen diese Ansatzringe ganz weg oder sind nur mit 1, 2 oder 3 mm ausgebildet.

Die Schnecke wird sehr gern von dem Wüstenfuchs (Fenek) gefressen, bei dem ich Schneckenreste im Magen fand. Außerdem fand ich an einem Fuchsbau einmal 200 bis 300 leere Schalen der *E. hasselquisti*, die er sich zum Fressen dorthin getragen hatte. Manchmal beißt der Fuchs die obersten Windungen ab und schlürft die Schnecke aus (die ersten Schalenumgänge fanden sich im Magen), in andern Fällen scheint er sie einfach herauszukrallen, ohne wesentliche Verletzung der Schale.

Die *E. hasselquisti* wird auch mit Vorliebe von Beduinen und Arabern gegessen, entweder roh oder irgendwie gekocht zubereitet. Man kann sie in den großen Städten auf dem Markt kaufen. Auf Befragen gaben mir die Händler merkwürdigerweise stets an, sie stammten von Zypern oder aus Syrien. Von beiden Plätzen ist mir aber das Vorkommen unbekannt und dem Aussehen nach müssen sie von der Matruchstraße stammen.

#### IV. *Eremina zitteli* O. Boettger.

Die *Eremina zitteli* wurde 1890 von O. BOETTGER [8] beschrieben nach dem einen Exemplar, das die Zittelexpedition mit dem Fundort „Oase Siwa“ aus der Lybischen Wüste mitbrachte und das in München

liegt. Er schreibt in seiner Abhandlung: „Trotz der ausgesprochenen Ähnlichkeit gehört sie (*Eremina zitteli*) aber doch nicht in die Verwandtschaft des *Iberus qualterianus* und überhaupt nicht zu dieser Gattung, sondern muß als eine aberrante Form der *desertorum*-Gruppe betrachtet werden, zu welcher freilich die Übergangsformen von dem kiel- und kantenlosen Typus her in den Oasen der lybisch-ägyptischen Wüste noch zu entdecken sind.“ Außer BOETTGER hat sie meines Wissens nur PALLARY kurz beschrieben und als Fundplätze Bir Kanayis angegeben, was etwa km 55 der Siwastraße meiner Route entspricht, außerdem „südwestlich von Matruh“.

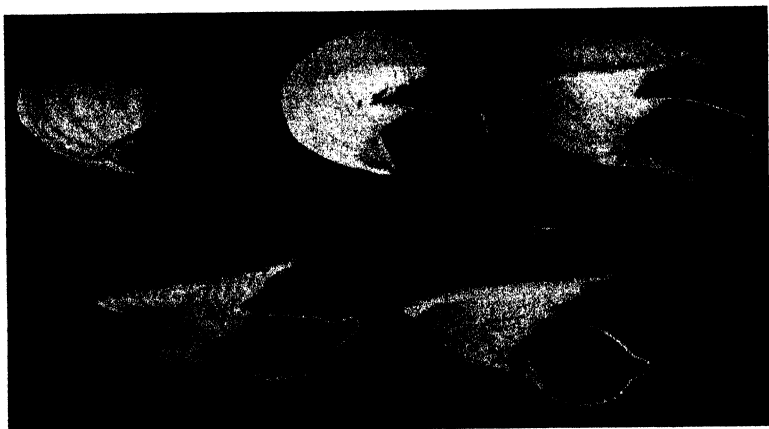


Abb. 6. *Eremina hasselquisti zitteli* mit Übergangsformen zu *Eremina h. hasselquisti*. Siwastraße km 61 ( $\frac{3}{4}$  nat. Gr.).

Bei meiner Fahrt von Kairo über das Wadi Natrun nach Bourg-el-Arab und von dort der Küste entlang bis Mersa Matruh (Hafen Matruh) fand ich nirgends eine Andeutung der *Eremina zitteli*; auch in der Umgebung von Matruh fand ich nichts, ebensowenig in den nach Süden folgenden Steppengebieten. Bei etwa km 30 meines Weges von Matruh zur Oase Siwa suchte ich das Gebiet ab, fand aber weder lebende noch tote Schnecken. Bei km 41 der Siwastraße sah ich die ersten *E. zitteli* vereinzelt mit *E. hasselquisti* herumliegen. In der Folge wurden sie immer häufiger, um bei km 62 wieder zu verschwinden und nicht wieder zu erscheinen, auch nicht in der Oase Siwa, die überhaupt keine Landschnecken beherbergt<sup>1)</sup>. Also nur auf dieser Strecke

<sup>1)</sup> Nach Angaben der Einwohner gibt es in der ganzen Oase Siwa keine Landschnecken; ich konnte bei meinen zahlreichen Fahrten im Oasengebiet ebenfalls

von rund 20 km Nordsüdrichtung fand ich die *E. zitteli*, und zwar, wie sich gleich bei den ersten Stücken herausstellte, nicht als eigene Art, sondern als Rasse der *E. hasselquisti*, wie dies seinerzeit schon O. BOETTGER vermutet hatte. Die Ostwestausdehnung konnte ich leider nicht feststellen. In diesem Gebiet von km 41 bis km 62 der Siwastraße las ich 648 *E. zitteli* auf, nicht eingerechnet die zahlreichen Übergangsformen zu der *E. hasselquisti*, die es in allen Zwischenstufen gibt, wie die Abb. 6 zeigt. Außerdem las ich in diesem Gebiet noch 120 Exemplare reine *E. hasselquisti* auf. Die Verteilung zeigt die beigegebene Tabelle, die aber insofern ungenau ist, als ich beim Sammeln selbst Wert auf die *E. zitteli* und ihre Übergangsformen legte, weniger auf den *E. hasselquisti*-Typ.

Tabelle 4.  
*Eremina zitteli* und *hasselquisti*, Übergänge verschiedener  
Fundplätze der Siwastraße.

km	<i>zitteli</i>	Übergänge	<i>hasselquisti</i>
45	2	4	7
50	3	0	0
52	2	2	4
56	47	0	2
61	594	154	107
Summe	648	160	120

Die *E. zitteli* ist durchaus nicht gleichmäßig gebaut, sondern recht vielgestaltig. Der Typus ist verhältnismäßig flach, die ersten Umgänge liegen ziemlich in einer Ebene, so daß man von der Seite gesehen nur den letzten Umgang sieht. Abgesehen von den Radiärrippen, die denen von *E. hasselquisti* entsprechen, machen die Schalen einen eigenartigen gegitterten Eindruck durch die zahlreichen Längs- und Querrippen. Die beiden letzten Umgänge bilden in der Mitte einen breit-ausladenden, wulstigen, hohlen Kiel. An den vorhergehenden Umgängen ist er nicht in die Mitte, sondern an das obere Ende gerückt. Die Mündung hat stets Ansatzringe, die bis zu 1,3 cm breit werden. Die *E. zitteli* ist stets geschlossen genabelt. Ich fand den kleinsten Durchmesser mit 35,00 mm, den größten Durchmesser mit 45,75 mm,

nichts finden, bis auf eine offenbar verschleppte mit Sand gefüllte Schale der *E. hasselquisti*. An Süßwasserschnecken fand ich in den verschiedensten Gräben, Brunnen usw. nur *Melania tuberculata* und *Ampullaria ovata*.

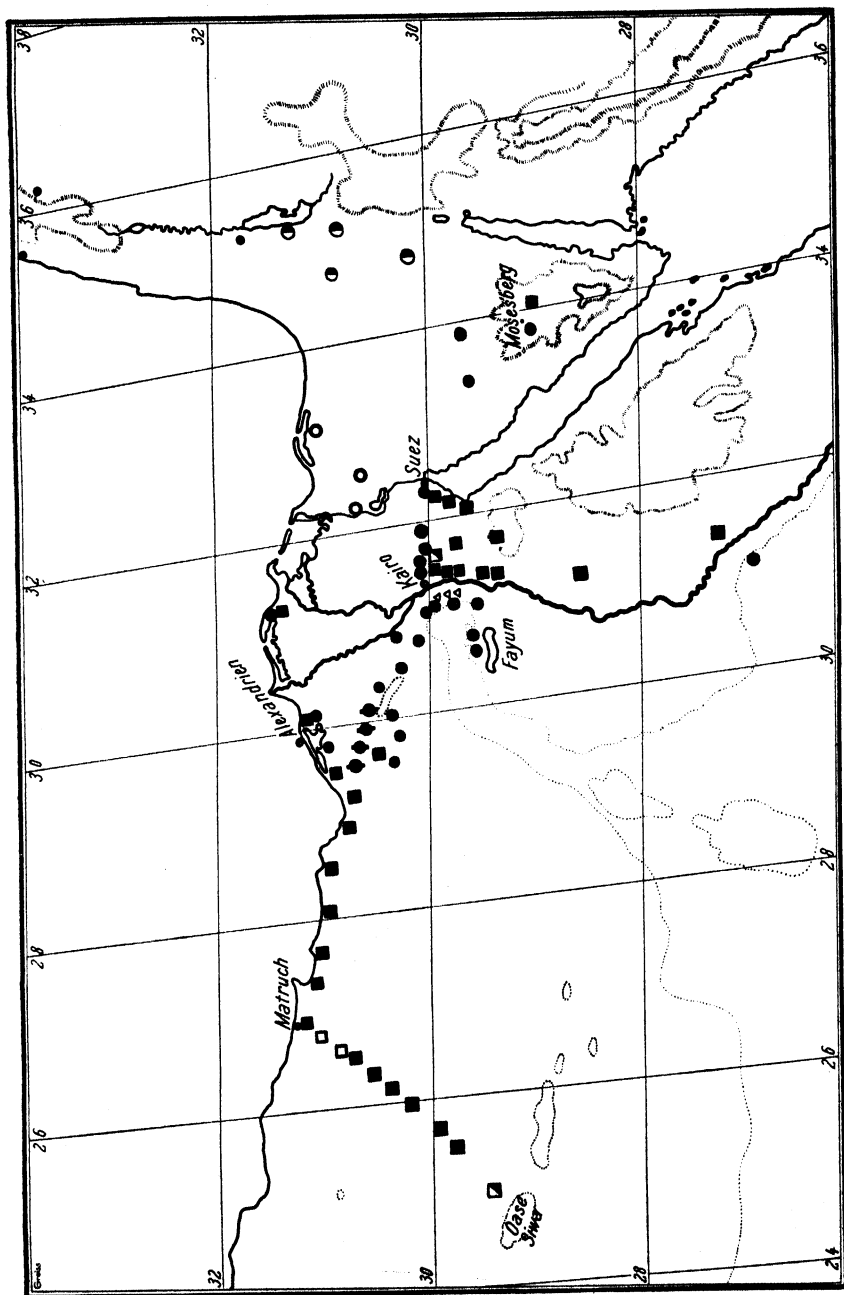


Abb. 7. Verbreitung von *Eremia desertorum* und *E. hasselquisti*: ● = *E. d. desertorum*, ○ = *E. d. hasselquisti*, ■ = *E. h. hasselquisti*, □ = *E. h. zitteli*.

die kleinste Höhe mit 24,50 mm, die größte Höhe mit 31,25 mm, Umgänge 4,0 bis 5,0. Die Farbe ist mattweiß, die innere Mündung glänzend, weiter nach innen braun gefärbt wie bei der *Eremina hasselquisti*. Der Kiefer ist braun, weit ausladend, hat entweder 3, 4 oder 5 Zacken oder bildet nur eine halbmondförmige Scheibe ohne Zacken. Neben dieser Form, die ich als Typus annehme, kommen sehr hohe, turmförmige *E. zitteli* vor, die wie Dächer von Pagoden aussehen, dann Formen, bei denen die ersten Umgänge tiefer liegen als die letzten Umgänge. Auch gibt es gelegentlich 2 Kiele sowie manche andere Abweichung. Wie man sieht, ist die Formenmannigfaltigkeit recht groß. Die lebenden Stücke klebten an Steinen, selten lagen sie lose auf dem Boden. Die Nahrung besteht in dieser Gegend aus Steinflechten wie bei der *E. hasselquisti*.

## V. Zusammenfassung.

1. Die ägyptischen Wüstenschnecken der Gattung *Eremina* zeigen eine ausgeprägte individuelle, ökologische und geographische Variabilität sowie auch die in freier Natur relativ seltene Erscheinung der Art-Bastardierung. Die dadurch entstandene Formenmannigfaltigkeit ist wohl die Ursache dafür, daß die systematische Beurteilung der einzelnen Formen bisher z. T. ungenügend oder falsch war. Eine Analyse der einzelnen Variabilitätstypen an 9800 zumeist persönlich gesammelten Exemplaren von vielen Fundorten führte zu nachfolgenden Feststellungen.

2. Was bisher als *Eremina desertorum* und deren „Varietäten“ bezeichnet wurde, gehört zwei völlig verschiedenen Rassenkreisen an: *Eremina desertorum* (Forsk.) und *Eremina hasselquisti* (Ehrenb.). (Vgl. Abb. 7.)

3. *Eremina desertorum* zerfällt in die geographischen Rassen *E. d. desertorum* Forskål, *E. d. aschersoni* Reinh. und *E. d. palaestinensis* Kaltenbach (vgl. Abb. 7).

4. *Eremina zitteli* O. Bttgr. ist eine geographische Rasse von *E. hasselquisti*, mit der sie durch Zwischenformen verbunden ist (Abb. 7).

5. An einigen Punkten verbastardieren sich die beiden Rassenkreise (Abb. 7).

6. Die Bildung vieler Mundsäume hintereinander („var. *chilembia*“) kommt nur bei *Eremina hasselquisti* vor. Es handelt sich hier um eine ökologische Rassenbildung in trockneren Gebieten.

7. Im allgemeinen bewohnt *Eremina desertorum* die Sandwüste, wo sie vorzugsweise von krautartigen Pflanzen lebt. *Eremina hasselquisti* bevorzugt die Steinwüste, wo sie hauptsächlich Krustenflechten abweidet.

8. Aus dem Vorstehenden und den beigegebenen Bildern ergibt sich klar, daß die *E. zitteli* keine Art für sich ist, sondern als eine geographische Rasse der *E. hasselquisti* aufzufassen ist und sich infolgedessen eine Namensänderung gefallen lassen muß: *Eremina hasselquisti zitteli* O. Boettger.

**Literatur.**

1. **Forskål**, 1774: Descriptio animalum, S. 127, Nr. 73. — 2. **Ehrenberg**, Symbolae physicae. Animalum evertebrata. — 3. **Kobelt, W.**, 1876: Iconographie, Band IV, S. 14, Tafel 96, Fig. 1007. — 4. **Westerlund**, 1886: Fauna der palaearktischen Region, S. 150. — 5. **Jickeli**, 1874: Fauna der Land- und Süßwassermollusken Nordostafrikas, S. 72. — 6. **Reinhard**, 1887: Über einige ägyptische Schnecken. Sitzungsbericht der Gesellschaft der Naturforschenden Freunde zu Berlin. — 7. **Cook**, 1903: Rev. A. H. On the habitat and food of *Helix desertorum*. The Journal of Malacology. — 8. **Boettger, O.**, 1899: Eine neue Ercminia der Oase Siwah. Nachrichtenblatt der deutschen Molakozoologischen Gesellschaft. — 9. **Rensch, B.**, 1934: Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien, 116 pp. Leipzig.

# Das Gemeinschaftsleben der Embiiden und Näheres zur Kenntnis der Arten.

Von

K. Friederichs (Rostock).

Mit 13 Textabbildungen.

Nachdem Verf. 1923 von Java aus „Ökologische Beobachtungen über Embiidinen“ veröffentlicht hatte<sup>1)</sup>, bot sich daselbst noch weitere Gelegenheit zu solchen Beobachtungen, ebenso auf der Durchreise in Ägypten, ferner in späteren Jahren bei Aufenthalten in Südfrankreich und Italien und bei der Züchtung mitgebrachter Embien in Deutschland. Material, das Museen schickten, wurde bearbeitet, wobei eine Anzahl von mangelhaft bekannten Arten näher untersucht werden konnte.

## A. Zur näheren Kennzeichnung verschiedener Arten.

### I. Embiinae (im Sinne von HANDLIRSCH).

#### 1. *Ptilocerambia roepkei* Frehs.

Über die Färbung und die Längenmaße dieser Art ist folgendes zu der ersten Beschreibung, die ich 1923 in den „Capita Zoologica“ gab, hinzuzufügen:

♂. Bei Exemplaren in Alkohol erscheint der einzelne Flügel dunkelbraun. Im Leben jedoch und besonders, wenn die Flügel übereinander gelegt sind, erscheinen sie dunkel metallisch blau. Normale ♂♂ sind 14–16 mm lang, ihre Flügel 12–13, die Fühler fast 10 mm lang. Bei der Aufzucht in der Gefangenschaft jedoch entstanden Zwergexemplare, und nach solchen ist jene Beschreibung erfolgt. Sie maßen nur 11–12 mm in der Länge und sind heller gefärbt als die großen.

♀. Bei den ♀♀ von Sumatra (Limau-Manis), die in den „Capita“ beschrieben wurden, sind Meso- und Metanotum einfarbig dunkel, meist mit blauem Schimmer, ebenso die 3 ersten und die 3 letzten Segmente des Abdomens, während die 4 mittleren Segmente gelb mit dunkelbrauner Umrandung zu sein pflegen, zuweilen noch mit brauner Zeichnung. Dies ist die Nominatform. In Ost-Java dagegen sind

<sup>1)</sup> *Capita Zoologica*, Deel II, 2, 1923, 29 p., 2 Taf.



die ♀♀ mit seltenen Ausnahmen anders gefärbt. Pronotum und Kopf sind deutlicher als bei der Nominatform, ja stark braun gezeichnet. Die dunkelbraune, bläulich schimmernde Fläche des Meso- und Metanotums und der ersten 3 Abdominalsegmente ist durch je ein helleres, gelbes bis braunes Dreieck geteilt, dessen Basis am Hinterrand liegt. Auch das 8. und 9. Segment sind durch eine hellere Fläche geteilt, das 10. ist überhaupt heller mit dunkler Zeichnung. Die Unterseite ist bei der Nominatform hellgraubraun, bei der Varietät schon mehr gelbgrau; die letzten Abdominalsternite sind bei ersterer Form überwiegend dunkel, bei der letzteren haben sie nur einen dunklen Anflug. Die Farbe der Fühler ist bei beiden Formen die gleiche, wechselt aber individuell. Die ersten Glieder sind hell- bis mittelbraun, die folgenden bis zum 23. einschließlich dunkelbraun bis schwarzbraun oder alle 23 heller; dann folgen die weißen Glieder.

Ein einziges großes ♀ von Limau-Manis ist ebenso gefärbt wie die Stücke von Ost-Java, während andererseits in letzterer Gegend Übergänge zu der sumatranischen Form vorkommen. Ich nenne die ♀ Form von Ost-Java f. *dimidiata* n. f.

Die normale Länge des ♀ ist bei beiden Formen etwa 15–16 mm, doch kommen Stücke von bis zu 19 mm Länge vor. Fühler bis 5 mm und mehr lang. — Larven sind graugelb bis hellbraun. Manche Körperteile können ausgesprochen weiß erscheinen; der Kopf ist rötlich, wenn die letzte Häutung naht.

Neue Fundorte in Ost-Java: Bangelan (Kaffee-Versuchspflanzung am Kawi), in Gespinsten auf der Rinde von Kapokbäumen; an der gleichen Baumart in der Kaffee-Pflanzung Soember Asin und im Walde daselbst, s. u. auf S. 422.

## 2. *Rhagadochir vosseleri* Enderl.

Wiewohl die Gattung *Rhagadochir* als einzigen greifbaren Charakter nur die Gabelung des Anhanges des linken Teils des 10. Tergits hat, hebt sie sich zugleich von *Embia* durch ihren sehr schlanken Habitus ab, und man kann sie daher mindestens solange, bis ein neuer Monograph die Gattungen auf ihre Berechtigung geprüft haben wird, wohl gelten lassen.

Ihr Typus, *Rh. vosseleri* von Ost-Afrika, ist von ENDERLEIN nach nur 1 ♂ beschrieben worden. Mir liegt ein anderes, von Dr. EICHELBAUM 1903 gesammeltes ♂ vor, dem zwar die Beine fehlen und dessen Flügel defekt sind, dessen Abdominalspitze aber sehr gut erhalten ist. Bei ENDERLEINS Stück scheint sie, nach seiner Abbildung zu schließen,

weniger gut erhalten gewesen zu sein, und es erscheint mir daher angebracht, diesen Teil meines Untersuchungsobjektes hier abzubilden.

Die Flügel haben die bei *E.* angegebene Beschaffenheit, nur befinden sich die Queradern größtenteils an anderen Stellen: so zwischen  $r_5$  und  $m_1$  nicht nur 2, sondern 4, zwischen  $r_{2+3}$  und  $r_4$  statt 4 nur 3 usw. Vermutlich variieren die Queradern stark. Die Flügel sind nach ENDERLEIN etwa ebenso lang wie der ganze Körper ( $9\frac{1}{2}:9\frac{1}{4}$  mm). Bei meinem Exemplar sind sie kürzer als der Körper. Ferner konstatiere ich, daß jedenfalls bei diesem Exemplar die Abdominalspitze wie gewöhnlich bei den ♂♂ der Embien nicht nach links zu gekrümmt, sondern nur ein wenig nach der linken Seite hin verbogen ist.

♀. Eine 15 mm lange weibliche Embie aus Ost-Afrika, die mir vorliegt, kann mit ziemlicher Sicherheit als das ♀ dieser Art angesprochen werden. Kopf dunkelbraun mit hellem Clypeus, Prothorax braungelb, Meso- und Metathorax schwarz, so auch die hintere Hälfte des Abdomens, während die vordere ziemlich hellbraun ist. Fühler und Palpen braun, die ersten Fühlerglieder heller als die anderen. Beine braungelb mit Ausnahme des dunkelbraunen Metatarsus der Vorderbeine. Cerci dunkelbraun.

Kopf am breitesten hinter den Augen (etwa so breit wie bis zum Clypeus lang), nach hinten wenig verengt (siehe Abb. 1a). Augen klein, gar nicht vorspringend, schwarz. Fühlerglieder und dementsprechend auch die ganzen Fühler sehr kurz (kürzer als Kopf und Halsschild zusammen); das 1. Glied ist viel länger als das 2. und auch länger als das 3., 4 und 5 sind sehr kurz, 6–10 von kugliger Form; dann folgen Glieder, die mehr und mehr länglich gestaltet sind. Die ersten Glieder der Cerci sind viel dicker als die zweiten, die sehr lang sind. Der ganze Körper ist lang hell behaart.

1 ♀, Ost-Afrika, Aruschagebiet, M'tuwangeri, südlich Umbugwe. XII. 1927. Mus. Hamburg.

### 3. *Monotylota ramburi* Rimsky.

In ENDERLEINS Monographie wird Spanien nur mit einem Fragezeichen als zum Verbreitungsgebiet dieser Art gehörig bezeichnet. Dies kann nunmehr bestätigt werden, indem Barcelona als Fundort genannt werden kann (s. unten, S. 423).

Im Hamburger Museum befindet sich ein von Dr. RATHJENS 26. VIII. 1931 in Arabien (Fundort unleserlich) gesammeltes (9 mm langes) Stück, das von den südeuropäischen abweicht. Man vergleiche die Abb. 2a mit 2b. Verschieden ist vor allem der Fortsatz der linken

Hälfte der Supraanalplatte: bei diesem Stück sehr schlank und erst vor der Spitze umgebogen, bei europäischen Stücken viel plumper und stärker gebogen. Umgekehrt ist der Processus ventralis bei dem ara-

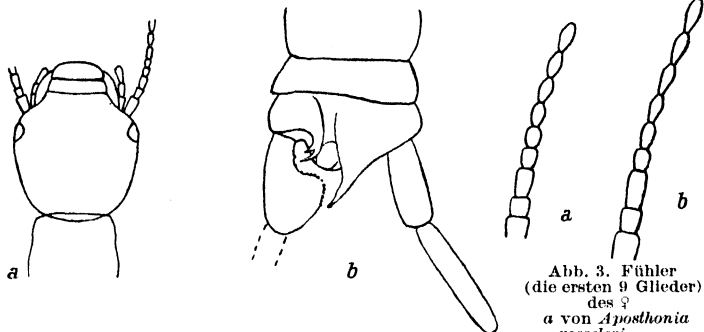
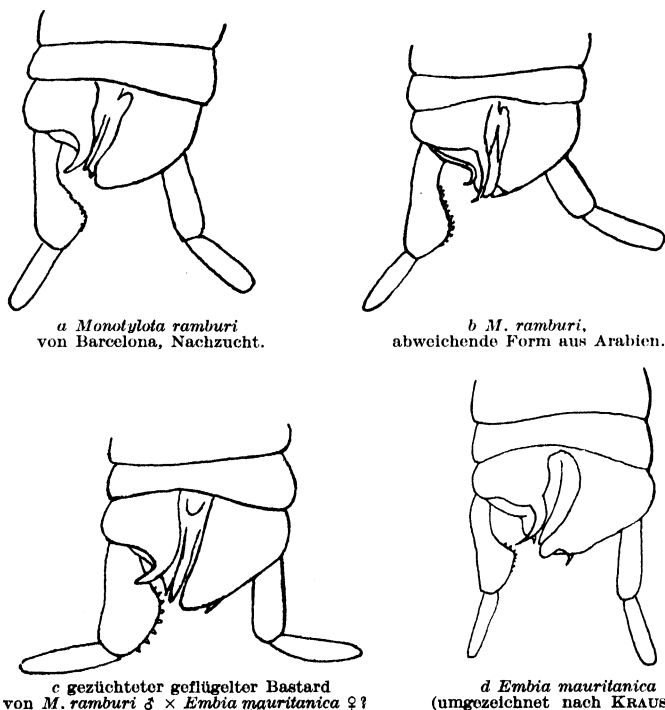


Abb. 1. *Rhagadochir vosseleri*. a Kopf des ♀; b letzte Abdominalsegmente des ♂.

Abb. 3. Fühler (die ersten 9 Glieder) des ♀  
a von *Aposthonia vosseleri*,  
b von *Oligotoma saundersi*.

Abb. 2. Letzte Abdominalsegmente des ♂ von



bischen Stück stärker hakenförmig, und bei diesem sind die Zähne des 1. Gliedes des linken Cercus stärker. Auch ist das dritte Fühlerglied fast 3mal so lang wie das 2., und der ganze Habitus scheint etwas schlanker zu sein. Es handelt sich vermutlich um eine geographische Rasse; um eine Art kann es sich wohl nicht handeln, da alle angegebenen Merkmale bei den südeuropäischen *ramburi* variieren: Das 3. Fühlerglied ist weniger als 2mal bis fast 3mal so lang als das 2., und der Processus dorsalis kann auch hier schlanker sein. — Ein weiterer Fundort von *ramburi* ist Sorgono (Sardinien, Dr. KRAUSS): 1 ♂.

*M. biroi* Krauss ist nur ein Synonym zu *ramburi*. Die Verwaltung des Museums in Budapest hatte die Güte, mir auf Verlangen die Typen, 1 ♂ und 1 ♀, zu senden, die der Bezeichnung nach in Gafsa in Tunesien unter einem Stein, in Begattung befindlich, von Herrn L. BIRO gefangen worden sind. KRAUSS hat diese Stücke in Alkohol untersucht; jetzt waren sie trocken präpariert. Das ♀ macht durch seine ungewöhnliche Größe (19 mm!) einen fremdartigen Eindruck, der noch verstärkt wird durch die in trockenem Zustand gelbfleckig hervortretende Zeichnung des Kopfes. Aber in dem dabei befindlichen 10 mm langen ♂ erkannte ich das mir hundertfach bekannte ♂ von *ramburi*. Ein so großes ♀ wie jenes ist mir in Europa niemals vorgekommen, doch schwankt die Größe phaenotypisch stark; insbesondere waren gezüchtete, kräftig ernährte Tiere dieser Art nicht selten größer als gewöhnlich.

#### 4. *Haploembia solieri* Ramb.

Herr Professor EIDMANN sandte mir eine Anzahl junge Embien, auch einige erwachsene ♀♀, die er an verschiedenen Stellen auf den Balearen gesammelt hat. Die Färbung erinnerte an *solieri*, dazu waren zwei Sohlenbläschen vorhanden. Ich bezeichnete diese Tiere als *solieri*. Bei nochmaliger Überprüfung des Materials macht mich die bedeutende Größe dieser Stücke stutzig; sie sind auch verwaschener gefärbt, als *solieri* es sonst ist. Ohne ♂ Imago ist es nicht möglich, dieses Material mit Sicherheit zu identifizieren.

## II. Oligotominae.

### 1. *Aposthonia vosseleri* Krauss.

SILVESTRI hat in Tijdschr. voor Entomologie 55, 1912 ein ♂ aus Java beschrieben und *Oligotoma jacobsoni* genannt, das sich laut Beschreibung von *A. (Oligotoma) vosseleri* unterscheidet durch im allgemeinen dunklere Farbe, stärkeren Kopf mit hinten weniger konver-

gierenden Seiten und den kürzeren Fortsatz der linken Hälfte des 10. Abdominaltergits. SILVESTRI kannte nur 1 ♂.

Auf Grund eines reichen Materials, das ich in Ost-Java sammelte, konnte ich feststellen, daß diese *O. jacobsoni* keine besondere Art, sondern nur eine dunkle Form von *O. vosseleri* ist.

Ferner hat ROEPKE in der Treubia I, 1919 eine *O. nana* n. sp. aus Java beschrieben. Der Autor war so liebenswürdig, mir die Untersuchung seines Materials zu gestatten. Obwohl die beiden als Typen bezeichneten Stücke und ein drittes vom Autor nicht determiniertes mit Kalilauge behandelt und in Balsam eingeschlossen sind, wodurch die Abdomenspitze etwas deformiert worden ist, war es möglich, festzustellen, daß auch *O. nana* nur eine Form, und zwar eine zwerghafte Form von *O. vosseleri* ist.

Erkennbar ist das ♂ *vosseleri* vor allem an den gebuckelten Mandibeln (Abb. 8) und den beiden Fortsätzen des 10. Tergits, einem spitz auslaufenden links und einem ungefähr ebenso langen rechten, am Ende abgestutzten, dessen Ecken daselbst scharf zugespitzt sind (s. die Abbildung bei SILVESTRI). Die Fühler sind bei den mir vorliegenden Exemplaren fast immer unvollständig; der längste Fühler hat 20 Glieder, auch die Zahl 19 kommt öfter vor. Das 3. Fühlerglied ist normalerweise  $\pm$  doppelt so lang als das 2., aber sehr häufig treten Unregelmäßigkeiten auf, indem das 3. Fühlerglied bald nur  $1\frac{1}{2}$ mal so lang als das 2. ist, bald etwa 3mal so lang; wenn diese abweichenden Längen vorliegen, pflegen die Fühler rechts und links in dieser Hinsicht verschieden zu sein.

Die 4 nunmehr als solche bekannten Formen der *A. vosseleri* können wie folgt angeordnet und unterschieden werden, wobei zunächst nur die Beschreibung des ♂ gegeben wird:

1. *O. vosseleri*, Nominatform. Hell braungelb, so auch die Flügel, deren Radiusaumlinien ebenfalls hell und daher undeutlich sind. Dunkler braun sind die Fühlerbasis, die Augen, die Beine und die Oberseite des Abdomens. Länge  $\pm$  8 mm, Maße der Vorderflügel  $\pm 6 \times \pm 1,7$  mm. Diese helle Form habe ich von Buitenzorg (West-Java): 5 Stücke, die von Dr. KARNY am Licht gefangen wurden. Ferner sandte mir Herr E. JACOBSON (Fort de Kock, Sumatra) 3 ♂♂, die bezeichnet waren 1. Lasikin (Simalur), 2. Laut Tawar (Simalur), 3. Sibigo (Simalur). KRAUSS beschrieb diese Form nach Exemplaren von Padang und Ceylon.

2. *O. vosseleri intermedia* n. f. Körper mittel- bis dunkelbraun, Flügel mittelbraun mit weißen Intervenallinien und roten Radiusaum-

linien. Die Fühler sind meist mittelbraun mit dunkelbrauner Basis, Meso- und Metanotum sind oft verwaschen hellbraun; das Pronotum kann die gleiche Farbe haben, ist aber meist rostgelb, der Kopf rotbraun, vorn dunkler. Länge  $\pm 8$  mm; Flügelmaße  $6-7 \times \pm 1,7$  mm. Diese Form lag mir vor von Kuala-Lampur (Verb. Malayen-Staaten) und wurde am Licht gefangen von Mr. H. PENDLEBURY. Ferner konnte ich mehrere Stücke von Kanton (China) untersuchen, die sich durch sehr gleichmäßig mittelbraune Fühler auszeichnen, besonders aber dadurch, daß die Radiusaumlinien nicht rot sind und daher wenig hervortreten. Diese Stücke waren von Dr. R. MELL<sup>1)</sup> gesammelt und mir vom Berliner Zoologischen Museum zur Untersuchung übergeben worden. Zu dieser Form muß ferner gerechnet werden 1 Stück von Batu bei Malang (Ost-Java), während in dieser Örtlichkeit sonst immer die folgende Form gefunden wird. Auch von Buitenzorg erhielt ich ein von Dr. ROEPKE 1919 daselbst gesammeltes Stück, ohne rote Radiusaumlinien.

3. *O. vosseleri jacobsoni* Silv. Körper nebst den Beinen dunkelbraun, doch können Meso- und Metanotum verwaschen braun gefärbt sein. Pronotum rostgelb, Kopf rostbraun, vorn dunkler. Flügel dunkel gebräunt (mit weißen Intervenallinien), Radiusaumlinien rot. Die Flügel erscheinen bei dem lebenden Tier, wenn sie zusammengefaltet sind, und bei trocken präparierten Exemplaren schwärzlich. Die Färbung der Fühler ist variabel: gelbbraun bis dunkelbraun, zuweilen sind vom 2. ab einige Glieder hell und die übrigen dunkel; die Basis ist immer dunkelbraun bis schwarzbraun. 8–9 mm lang, 1 von Herrn JACOBSON bei Fort de Kock gesammeltes Stück 10 mm lang, Flügelmaße  $6-6,5 \times 1,7-2$  mm. *Jacobsoni* ist zweifellos im Durchschnitt bedeutend größer als die Nominatform. Zu *jacobsoni* gehören alle die von mir in Malang und Batu bei Malang erbeuteten Stücke (mit einer Ausnahme); diese wurden meist am Licht gefangen, ein Stück jedoch an der Wurzel einer im Hause hängenden Orchidee eingesponnen, ein anderes im Gespinst an Baumrinde.

Außer in der Färbung bestehen greifbare Unterschiede gegen die vorgenannten Formen nicht. Der Kopf ist bei meinen Stücken nicht stärker und ist bei allen meinen *vosseleri* in gleicher Weise seitlich

<sup>1)</sup> Von demselben Sammler rührt auch ein nicht zu *vosseleri* gehöriges Stück mit der Bezeichnung „Pakwan san b. Kanton, unter Steinen am Bergfuß und -Hang, nicht weit von Bergbahn“ her. Ein künftiger Sammler könnte hier also noch einer weiteren Art nachspüren.

nach hinten verengt; die Form der Fortsätze des Abdomens mag ein wenig variieren, aber nicht so, daß darauf ein Artunterschied basiert werden könnte. Die von SILVESTRI angegebenen Unterschiede müssen daher wohl individuell sein.

*Jacobsoni* habe ich ferner auch in Padang (Sumatra) gesammelt; KRAUSS beschreibt von dort die Nominatform. Es scheint, daß in jeder Örtlichkeit eine der drei Formen ganz überwiegt, wenn die anderen überhaupt darin vorkommen. Wo mehrere vorkommen, könnte Verschleppung stattgefunden haben, besonders wenn es sich um einen Hafenplatz handelt (Padang!). Wiewohl jetzt nicht örtlich getrennt, können die Formen geographische Rassen sein. Da wir das aber nicht wissen, so steht zur Wahl, ob man das von HEIKERTINGER mit Recht so empfohlene freie Attribut anwenden will, wobei dann *jacobsoni* hieße: *O. vosseleri obscura*, da ein solches Attribut kennzeichnend sein soll, und Priorität dabei nicht gilt, oder ob die Form *O. v. f. jacobsoni* heißen soll.

4. *O. vosseleri nana* Roepke. Nach ROEPKE ist die Farbe des lebenden Tieres ein lichtes, rötliches Grau, wie man es bei den Larven findet. Flügel lichtgrau. In den mir vorliegenden Balsampräparaten ist nur die braungelbe Farbe des Chitins übrig geblieben. Länge 5 mm, bis zur Flügelspitze 6,5. Vorkommen: Gehassan (1200 m ü. M.) in Mittel-Java (3 Stück, ROEPKE coll.). Ein weiteres Exemplar, von ROEPKE in Buitenzorg gefangen, als Chitinpräparat in Balsam eingebettet, scheint seiner geringen Größe zufolge auch zu *nana* gerechnet werden zu müssen. — Die Abbildung der Abdomenspitze bei ROEPKE läßt deutlich die Zugehörigkeit zu *vosseleri* erkennen, weiteren Beweis hierfür liefern die gebuckelten Mandibeln.

*O. vosseleri* ♀. Mir liegen an ♀♀ dieser Art vor:

1. ♀♀ nebst juv. von Pnom-penh (Kambodscha), Mytho (Cochinchina) und Patani (Südsiam), 1914 von mir gesammelt. Es sind diejenigen Stücke, von denen ich 1923 eine vorläufige Beschreibung als „*Embia* sp.“ gegeben habe. Als ich in Java auch das ♂ kennen lernte, stellte sich heraus, daß es sich um diese *Oligotoma*-Art handelt. 2. ♀♀ und juv. von Kuala-Lumpur, von Mr. PENDLEBURY an einem abgestorbenen Croton-Zweig gesammelt. 3. ♀♀ und juv. von Malang; 1 Stück wurde zusammen mit 1 ♂ im Rindennest gefangen, weitere wurden aus gleichzeitig gefangenen Nymphen aufgezogen. 4. ♀♀, ♂♂ und juv. von Padang, in ihren Rindennestern von mir gefangen. 5. Juv. von Kanton, Dr. MELL. 6. 1 ♀ adult von Sinabang (Simalur), Sumatra, E. JACOBSON.

Das letztgenannte ♀ ist das einzige bestimmt zur Nominatform des ♂ gehörige, das ich kenne. Wie die dabei befindlichen ♂♂ ist es

eine helle Form: mittelbraun (so auch die Fühler), Kopf dunkler, Pronotum kaum heller; Chypeus silbergrau. Es wäre von *Oligotoma* ♀♀ nicht zu unterscheiden, wenn nicht die Fühlerglieder eine etwas andere Form hätten. Gewöhnlich ist die Grundfarbe schokoladenbraun bis schwarzbraun (in Alkohol, im Leben fast schwarz), Prothorax schmutzig rostgelb bis dunkelbraun, gewöhnlich ohne Zeichnung. Kopf dunkel rotbraun bis schokoladenbraun, zuweilen mit undeutlicher blatterförmiger Zeichnung. Clypeus silbergrau. Fühler und Taster sind heller oder dunkler braun. 17–21 Fühlerglieder, die dicker und mehr eiförmig sind als die der *Oligotomen*, s. Abb. 3. Der Unterschied ist aber nicht sehr bedeutend. Das 3. Glied ist etwa  $1\frac{1}{2}$ mal so lang als das 2. und 4. Der Kopf ist am breitesten unmittelbar hinter den kleinen schwarzen Augen; von da verengen die Seiten sich in schwacher Rundung nach hinten nur wenig. Kopf (bei großen Exemplaren)  $\pm 1,5$  mm lang,  $\pm 1,2$  breit. Der ganze Körper ist wie gewöhnlich abstehend behaart; die Fühler haben neben einer mehr oder weniger anliegenden Behaarung einige abstehende Haare vor der Spitze jedes Gliedes. Körperlänge 8,5–10 mm.

Kennzeichnend für die ♀♀ adult. ist bei typischer Färbung der gelbe, zu der übrigen Färbung kontrastierende Prothorax, ferner die einer Perlenschnur ähnelnden Fühler, welche auch die Jungen besitzen. Die verschiedenfarbigen Formen des ♀ gehören im allgemeinen zu den entsprechenden des ♂, doch variiert wie das ♂ so das ♀ auch innerhalb der gleichen Gegend in der Farbe. — Die Mandibeln des ♀ sind nicht wie die des ♂ mit einem Buckel versehen.

Diese Art ist offenbar noch plastisch und tritt in mehreren Formen auf, die aber durch Übergänge verbunden sind. KRAUSS hat für sie die Gattung *Aposthonia* geschaffen, die ENDERLEIN nicht gelten lassen will. Die Beschaffenheit der Mandibeln des ♂ und der Fühler des ♀ scheiden *vosseleri* von allen *Oligotomen* ab, so daß wir KRAUSS recht geben müssen, obgleich er diese Merkmale nicht und überhaupt nur das ♂ kannte.

## 2. *Oligotoma insularis* MacLachl. = *latreillei*? Ramb.

ENDERLEIN hat es als sehr wahrscheinlich bezeichnet, daß *O. insularis* identisch sei mit *O. latreillei* Ramb. Um dies nachzuprüfen, erbat ich vom Bernice P. Bishop-Museum in Honolulu einige Stücke zur Untersuchung, und Mr. E. H. BRYAN jun. hatte die Güte, mir ein genadeltes ♂ und einige ♀♀ in Alkohol zuzusenden. Nachdem das ♂ auf-



geweicht war<sup>1)</sup>, konnte man einiges von den Abdominalanhängen erkennen, die in der Tat denen von *O. latreillei* von Madagaskar zu gleichen schienen. Auch sonst war kein Formunterschied zu erkennen. Die Färbung ist dunkler; die Aderung der Flügel erscheint dadurch deutlicher. Auch die ♀♀ von Hawaii sind dunkler und etwas größer (11–12 mm).

Mr. BRYAN schrieb mir, daß er auf den Phönix-Inseln, in Samoa und in Viti („Fidji“) verschiedene Embiiden-Arten „more or less closely related to *O. insularis*“ gefunden habe.

Im Hamburger Museum befindet sich Material von *latreillei*, das aus dem Staate Santa Catharina in Brasilien stammt. Ort: Isabelle, Bezirk Humboldt. Ein anderer neuer Fundort ist: Chiromo, Britisch-Zentralafrika. Mus. Hamburg, K. FRICKE ded. 1907.

### 3. *Oligotoma saundersi* Westw.

Nach Mitteilung von Herrn Prof. ESAKI kommt diese Art auch in Japan vor, und zwar in Kagoshima. Weitere in der Literatur noch nicht genannte Fundorte sind: Buitenzorg (KARNY, ROEPKE); Malang (FRIEDERICHS); Padang (FRIEDERICHS).

### 4. *Oligotoma nigra* Hagen.

ENDERLEIN hat eine Beschreibung des ♂ nach einem im Berliner Museum vorhandenen Exemplar gegeben. Ich kann mich daher auf folgende Bemerkungen über das ♂ beschränken: SCHAUM fand bei Kairo ein ♂, das etwas größer und viel dunkler ist als die in Oberägypten von ihm gefangenen. Auch meine Stücke, die alle von der Nilinsel Rhoda bei Kairo stammen<sup>2)</sup>, gehören zu dieser dunklen Form, die wegen der Farbe ihres Kopfes, die ein äußerst dunkles Braun ist und beim lebenden Tier wie Schwarz erscheint, den Namen *nigra* mit einigem Recht führt. Die längsten Fühler haben 21 Glieder; die Behaarung derselben ist teils kurz anliegend, teils länger und abstehend. Die abstehenden Haare erreichen höchstens die Länge des 6. Fühlergliedes. Die größte, zugleich die normale Körperlänge ist bei meinen vielen Exemplaren 9 mm, die Flügellänge 6–6,5 mm, die Länge der

<sup>1)</sup> Leider damals — vor Jahren — noch ohne Zusatz von Essigsäure, daher unvollkommen. Als Zusatz zu Alkohol verhindert Essigsäure auch, daß das Material spröde wird; ob die Farbe dadurch auf die Dauer beeinträchtigt wird, weiß ich nicht. — Geflügelte Exemplare in Alkohol werden bei mehrfacher Untersuchung sehr leicht an den Flügeln beschädigt; Unica sollten daher zwischen Objektträger und Deckglas in Berlese-Gemisch präpariert werden (wie sie sind, ohne Auskochen), wobei die Flügel sorgfältig auszubreiten sind.

<sup>2)</sup> Als Larven dort erbeutet, lebend nach Deutschland und daselbst zur Entwicklung und Fortpflanzung gebracht, siehe unten.

Fühler 4 mm. Die Hinterleibsspitze hat ENDERLEIN erkennbar abgebildet, doch ist in seiner Abbildung die Lage der Teile zueinander unnatürlich verschoben; ich füge daher hier eine Abbildung bei.

Das ♀ hat HAGEN ebenfalls beschrieben, aber ältere Beschreibungen von Embiiden-♀♀ bedürfen immer der Ergänzung. Die Färbung ist dasselbe dunkle Braun wie beim ♂ (kastanienbraun), der Kopf ist aber nicht dunkler als die übrige Oberseite. Clypeus silbergrau, Fühler mittelbraun, das 1. Glied ist nur wenig dunkler. Kopf wenig länger als breit. Die mir vorliegenden (in Deutschland gezüchteten) Exemplare haben durchweg unversehrte, d. h. vollständig regenerierte Fühler mit 21, sonst auch 20 oder 22 Gliedern. Solche Fühler sind 2,5–2,8 mm lang, während die Entfernung vom Mund bis zum Ende des Mesothorax 3–3,5 mm beträgt. Das 2. und 3. Fühlerglied verhalten sich in der Länge zueinander wie 5:7, das 4. ist nicht, das 5. nur wenig länger als breit. Jedes Fühlerglied hat eine dichte, anliegende Behaarung und außerdem vor der Spitze einen Kranz gerade abstehender Haare, die nicht länger sind als die anderen. Körperlänge 10–11,5 mm.

*Nigra* kommt auch in Palästina vor. Ich erhielt zahlreiche geflügelte ♂♂ von Herrn Prof. BODENHEIMER, der sie bei Tel-Aviv am Ufer des Jordan am Licht in den Monaten September bis November gefangen hatte.

##### 5. *Oligotoma michaeli* McLachlan.

Die Stücke dieser Art, die mir vor Jahren vom Museum in Kuala Lumpur (Hinterindien) durch Vermittlung des Museums in Buitenzorg zugehen, bestimmte ich nicht ohne Mühe, weil die vorhandenen Beschreibungen noch zu wünschen übrig ließen und weil die sehr kennzeichnenden hellfarbigen letzten Fühlerglieder oft abgebrochen sind. Die Untersuchung der genannten Stücke gab mir Gelegenheit, zur weiteren Kenntnis von dieser Art beizutragen durch eine erneute Beschreibung und durch Abbildungen.

♂. Lang und schlank. Die Gesamtfärbung ist ein etwas rötliches Braun; Kopf, Fühler und Taster sind dunkler, kastanienbraun, mit Ausnahme des letzten Gliedes der defekten (unvollkommen regenerierten) Fühler des mir vorliegenden Stückes; dieses letzte Glied ist hellbraun. Clypeus silberglänzend. Flügel braun mit hyalinen weißen Linien; Radiusaumlagen und Costa rot. Kopf schmal, Verhältnis der Länge zur Breite hinter den Augen ca. 5:3; die Seiten verengen sich von den Augen bis zum Hinterrand fast geradlinig (Abb. 5b). Augen vorspringend; von der Seite gesehen, sind sie nierenförmig, braun. Die Fühler des mir vorliegenden Stückes bestehen links aus 18, rechts aus

19 Gliedern<sup>1)</sup>). Das 3. Fühlerglied ist etwa 3mal so lang als das 2. und etwas länger als das 1. und 2. zusammen, das 4. ist  $\frac{3}{5}$  so lang als das 3., von da ab werden die Fühler zunehmend länger und schlanker, die Spitzenglieder aber sind kürzer und kleiner. Die Fühlerglieder tragen wie gewöhnlich eine spärliche, nach vorn gerichtete und vom 3. Glied ab eine ziemlich dichte, abstehende Behaarung, die in der ersten Fühlerhälfte auffallend lang ist (Abb. 5b); sie ist nicht so lang wie bei *Ptilocercemia roepkei*, aber länger als z. B. bei *Aposthonia vosseleri*. Flügelgeäder (Abb. 5c):  $r_{4+5}$  ist bis zur Spitze deutlich, die Media nur angedeutet, der Cubitalstamm stark entwickelt, der Cubitalast kaum angedeutet. Axillaris und Analis fehlen. Die Adern  $r_1$  und  $r_{2+3}$  sind in beiden Flügeln durch Queradern verbunden.

Hinterleibsspitze (Abb. 5a): Das 10. Tergit ist der Länge nach gespalten, die Fortsätze beider Hälften sind lang; der linke endigt in

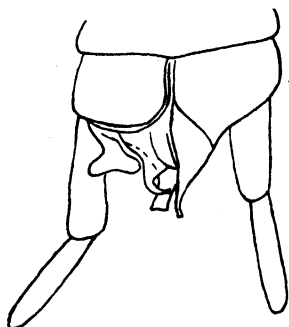


Abb. 4. *Oligotoma nigra* ♂;  
letzte Abdominalsegmente.

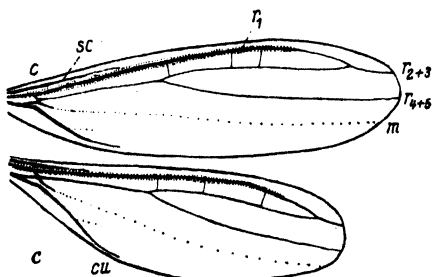
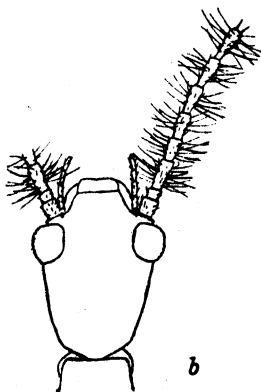
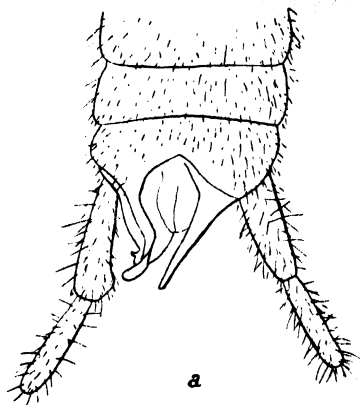


Abb. 5.  
*Oligotoma michaeli* ♂.  
a letzte Abdominalsegmente,  
b Kopf, c Flügel.

<sup>1)</sup> Die volle Zahl ist nach McLACHLAN 24.

ein skalpellförmiges Stück<sup>1)</sup>, der rechte hat eine schräg abgestutzte Spitze ohne Zahn. Cerci: Das 1. Glied links ist nach hinten verbreitert und spitz nach innen vorgezogen, das 1. rechts nach hinten verschmälert, das 2. Glied ist rechts und links einfach lang walzenförmig.

Länge bis zur Hinterleibsspitze 10 mm, bis zur Spitze der zusammengefalteten Flügel 12 mm, diese selbst sind 9 mm lang<sup>2)</sup>.

♀. Lang, dunkel rotbraun, Taster, Fühlerbasis und Fühlerspitze sowie der Prothorax etwas heller braun, Clypeus silbergrau. Kopf mit den kleinen Augen wenig länger als breit, nach hinten gleichmäßig gerundet verengt. Das 3. Fühlerglied ist  $\pm$  doppelt so lang als das 2., dieses etwa so lang wie das 4., die folgenden langsam zunehmend länger und schlanker, die Spitzenglieder wieder kürzer. Die Fühler des mir vorliegenden Stückes sind defekt. Außer der anliegenden Behaarung hat jedes Fühlerglied nahe dem distalen Ende einige abstehende Haare, die ringsherum kranzförmig angeordnet sind (flächenförmig gesehen je 1 rechts und links). Länge: 12 mm, wovon auf das Abdomen 6 mm, auf den Thorax  $\pm$  4 mm und auf den Kopf 1,6 kommen. Breite des Kopfes 1,3 mm.

Eine mir vorliegende Larve ist rostfarbig, mit Blätterzeichnung am Kopf, mit plumperen Fühlern als das ♀. Außer dieser Larve bestand das Material, das mir vorlag, nur aus 2 Vollinsekten, 1 ♂ und 1 ♀, die bezeichnet waren: Pahang, Verb. Malayische Staaten, Gunong Tahan, Dez. 1922, H. M. PENDLEBURY.

## 6. *Oligotoma ruficollis* Sauss.

Die kurzen Beschreibungen von SAUSSURE und KRAUSS, nach einem geschrumpften Exemplar gemacht, bedürfen der Ergänzung.

♂. Färbung braun, Kopf und Hinterleibsende sehr dunkel, Clypeus gelbbraun, Halsschild<sup>3)</sup> gelb, Flügel braun mit hyalinen Intervallinien und roten bis violetten Radiusaumlinien von  $r_1$ . Lang braun behaart. Der hintere Ast des Sector radii ist in beiden Flügeln einfach. Scharf sind, wie es bei den Oligotomen zu sein pflegt,  $sc$ ,  $r_1$ ,  $r_{2+3}$ , und  $r_{4+5}$  eine

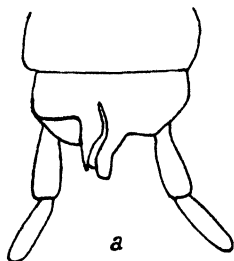
<sup>1)</sup> Die Spitze dieses Fortsatzes ist bei dem mir vorliegenden Stück vielleicht umgeschlagen, die Figur insofern möglicherweise nicht ganz typisch.

<sup>2)</sup> KRAUSS hebt die Schmalheit der Flügel als auffallend hervor; leider habe ich ihre Breite nicht gemessen. Aber an dieser Art ist alles lang und schlank: der ganze Körper, die langen vielgliedrigen Fühler und besonders deren 3. Glied, die lange Behaarung der Fühler, auch der Kopf.

<sup>3)</sup> SAUSSURE bemerkt zu dieser Art: „Espèce remarquable par la forme de son pronotum“. Ich habe an dem Pronotum nichts besonderes gefunden.

Strecke lang, sowie *cust.* Die übrigen Linien sind nur angedeutet. Queradern nur zwischen  $r_1$  und  $r_{2+3}$  angedeutet in ihrem Beginn; sie sind rot.

Kopf am breitesten zwischen den Augen, die wenig vorspringen und von oben länglich erscheinen; von da gleichmäßig nach hinten verengt, mit der Andeutung einer Ecke an der Basis. Oberlippe deckt die Mandibeln. Das 1. Fühlerglied ist doppelt so lang als das 2., das 3. etwas länger als das 1., das 4. wenig länger als das 2. Zahl der Fühlerglieder



unbekannt (unvollständig). Maxillartaster lang und schlank, insbesondere das letzte Glied. Das Hinterende des Abdomens ist kaum nach links verbogen. Das 10. Tergit ist unvollständig längsgeteilt, die linke Hälfte ist abgekürzt, ihr Fortsatz ist an der Basis sehr breit und läuft spitz aus; der Fortsatz der rechten Hälfte ist zuerst nach links gebogen, dann gerade nach hinten

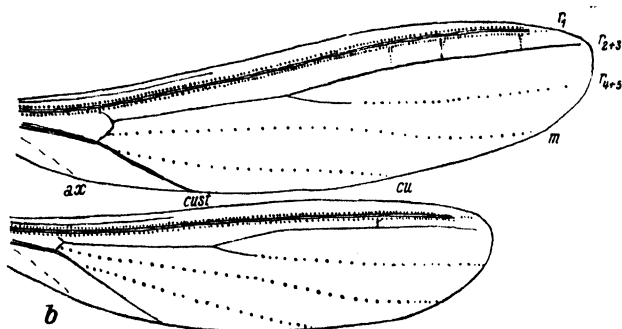


Abb. 6. *Oligotoma ruficollis*. a letzte Abdominalsegmente des ♂, b Flügel.

gerichtet, sein Ende stumpf. Unter den Fortsätzen liegt ein abgerundetes Stück. Die Cerci sind links und rechts gleichgestaltet, die ersten Glieder distal etwas keulenförmig verdickt, die zweiten walzenförmig. — Körperlänge 6–7 mm, Länge der Vorderflügel 4, der Hinterflügel 3,4 mm. — 2 ♂♂ von Costa Rica 1. Mojica, Guanacaste, Rio Blanco, 18. VIII. 1929. „Auf welchem Laub.“ 2. Farm La Caja bei San José, H. SCHMIDT leg. 1. X. 1930. Museum Hamburg.

♀. Das bisher nicht bekannte ♀ liegt mir in 1 Exemplar vor. Braun, Kopf nebst den Palpen sehr dunkel, auch Meso- und Metathorax und Hinterleib ziemlich dunkel, Prothorax und Beine durch ein viel helleres Braun von der Farbe des übrigen Körpers abstechend, Fühler mittelbraun. Lang hell behaart. Die Kopfform ist der des ♂ recht ähnlich, aber

völlig gerundet, ohne eine Spur einer Ecke am Basisrand, bedeutend länger als breit. Augen viel kleiner als die des ♂, ein wenig vorspringend. Oberlippe deckt die Mandibeln. 1. und 3., sowie 2. und 4. Fühlerglied ungefähr gleich lang. Länge 8 mm. — Costa Rica, Finca La Caja bei San José. H. SCHMIDT leg. Museum Hamburg.

Auch ein großes Junges liegt vor, das dem ♀ sehr ähnlich ist, von einer rötlich braunen Färbung mit hellen Fühlern, Palpen, Beinen und ebensolchem Prothorax. Augen schwarz.

# 7. *Diradius pusillus* n. g. n. sp.

♂. Klein, mittelbraun, Fühler und Palpen braungelb, Flügel bräunlich mit breiten hyalinen Intervenallinien. Kopf am breitesten bei den Augen, von da nach hinten in schwacher Rundung verengt; bis zur Oberlippe, die die schlanken Mandibeln etwas überragt, etwa doppelt so lang als zwischen den Augen (ohne diese) breit. Augen mäßig groß, wenig vorstehend. Von den Fühlergliedern ist das 3. nur wenig länger als das 2. und 4. Anzahl der Fühlerglieder unbekannt, weil Fühler unvollständig.

Die letzten Abdominalsegmente sind hier zweimal von oben in verschiedenen Stellungen der Teile zueinander abgebildet, außerdem von

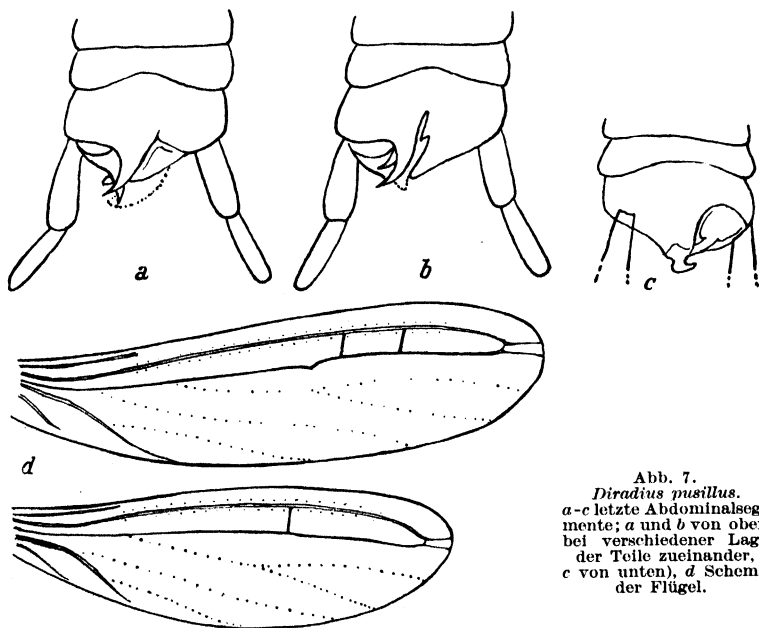


Abb. 7.  
*Diradius pusillus*.  
a-c letzte Abdominalseg-  
mente; a und b von oben  
bei verschiedener Lage  
der Teile zueinander,  
c von unten), d Schema  
der Flügel.

unten. Das 10. Tergit ist nicht völlig geteilt; der linke Fortsatz endigt in einen an der Basis breiten, nach links gerichteten Haken, der rechte in eine stumpfe Spitze. Darunter liegt ein ähnlich gestalteter Processus ventralis. Ein weißer häutiger Lappen ist darunter von oben sichtbar. Von den ersten Cercusgliedern ist das linke distal etwas keulig verbreitert, das rechte wie die zweiten Glieder walzenförmig. — Die Behaarung ist braun.

Das Flügelgeäder ist sehr reduziert. Nur der Radialstamm und der vordere Ast des Sector radii, dazu der Cubitalstamm und der Beginn der Axillaris sind erhalten, auch die Radiussaumlinien kaum sichtbar. Alle anderen Adern fehlen, und nur die braunen, mit hyalinen Inter-venallinien abwechselnden Bänder bezeichnen wenigstens die Lage der einstigen Adern. Da zeigt sich denn, daß das dem hinteren Radialast entsprechende braune Band am Ende seines zweiten Fünftels sich gabelt. Die Körperlänge beträgt 4,5 mm, die der Vorderflügel etwa 3,6 mm, der Hinterflügel etwa 2,5 mm. 1 ♂, gesammelt von W. EHRHARDT bei dem Ort Isabelle im Bezirk Humboldt des Staates Santa Catharina in Brasilien. Museum Hamburg.

Die Gabelung des hinteren Astes des Sector Radii ist ein Merkmal der Embiinen; trotzdem bin ich geneigt, diese Art der Oligotoma-Verwandtschaft zuzurechnen; der ganze Habitus, die Reduktion des Flügelgeäders und die Form der Cerci deuten darauf hin. Aber diese Einordnung soll nur eine vorläufige sein; ohne Kenntnis weiteren Materials, auch ohne Kenntnis des ♀, möchte ich darüber nichts Bestimmtes äußern. Handelt es sich um eine Oligotomine, so ist diese Art als Vertreterin einer besonderen Gattung neben Oligotoma anzusehen, gekennzeichnet durch jene Gabelung des Radialastes und das äußerst schwache Flügelgeäder. Handelt es sich um eine Embiine, so kann sie keiner der bekannten Gattungen der E. zugerechnet werden; sie muß auch dann wegen der Form der Cerci als besondere Gattung aufgefaßt werden.

Für alle Fälle erbat ich zum Vergleich vom Berliner Museum die Type der sehr kleinen und zarten *Oligotoma minuscula* End. (Ost-Afrika) und erhielt sie, leider ohne das abgeschnittene Hinterende. Aber auch der vorhandene Torso läßt erkennen, daß diese Form von der vorbeschriebenen durchaus verschieden ist. Die Augen von *minuscula* stehen viel mehr vor, und das 3. Fühlerglied ist bedeutend länger als das 2. u. 4. Die Augen nehmen etwa  $\frac{3}{7}$  der Kopflänge (ohne den Vorderkopf ein, bei *Pusillus* dagegen noch nicht ein Fünftel). Die Flügel der Type sind so völlig farblos, daß keinerlei Geäder hinter  $r_1$  mehr erkennbar ist; es scheint sich um eine Entfärbung im Konservierungsmittel zu handeln.

Zur Unterscheidung der *Oligotoma*-Weibchen.

*Aposthonia vosseleri* ♀♀ sind durch die Farbe des Körpers und durch die Gestalt der Fühlerglieder von allen *Oligotoma*-Arten zu unterscheiden. Unter diesen wiederum hebt sich heraus das soeben beschriebene *ruficollis*-♀ durch seine Färbung, *O. michaeli* auch durch das lange 3. Fühlerglied, das  $\pm$  doppelt so lang ist als das 2.; bei den anderen 5 Arten, deren ♀♀ mir vorliegen, ist es weniger als doppelt so lang. Diese sind, wenn man sie nebeneinander betrachten kann, durch die Färbung etwas unterschieden, aber diese variiert bei manchen Arten sehr, und ausgesprochene stichhaltige Unterschiede irgendwelcher Art konnte ich nicht finden. Weder die Behaarung der Fühler, noch das Längenverhältnis der Fühlerglieder, noch sonstige Proportionen lassen deutliche Unterschiede erkennen; die Länge der einzelnen Fühlerglieder ist überdies variabel. Man kann demnach nur, wenn man ♂♂ mit den ♀♀ zusammenfängt oder in einer Gegend nur eine bestimmte Art vorkommt, die Zugehörigkeit von *Oligotoma*-♀♀ feststellen.

*Aposthonia vosseleri* ♂Abb. 8.  
Mandibeln von*Oligotoma greeniana* ♂*Oligotoma saundersi* ♂*Oligotoma nigra* ♂

## Unterschiedliche Formen der Mandibeln.

Die abweichende Form der Mandibeln des ♂ von *A. vosseleri* gab mir Veranlassung, zu prüfen, ob die Gestalt der Mandibeln zur Unterscheidung der ♂♂ der *Oligotoma*-Arten dienen kann, und zu diesem Zweck Abbildungen von Mandibeln in Abb. 8 zu vereinigen. Man sieht, daß sie nur wenig verschieden sind.

## Über den Fortsatz des Processus ventralis.

Der Fortsatz der Subanalplatte (Processus ventralis) pflegt in einen von oben sichtbaren Haken auszulaufen. Dieser liegt, von oben gesehen, bald links, bald rechts unter dem linken oberen Fortsatz. Verschieden-



heiten dieser Art auf Bildern sind demnach nicht als Merkmale zu werten. Die Lage der Teile der Genitalarmatur ist je nach dem Individuum und dessen Erhaltungszustand verschieden, s. Abb. 7.

## **B. Zur Ökologie einzelner Arten.**

### **1. *Ptilocerembia roepkei* Frchs.**

In der Nähe der bereits genannten Pflanzung Soember-Asin im Südgebirge von Java hatte ich zweimal das Glück, *Ptilocerembia roepkei* im Walde und damit sicherlich in ihrem ursprünglichen, natürlichen Biotop anzutreffen. Der erste Baum hatte sehr weiches Holz und stand in einem lichten Waldteil; die Rinde war kaum rissig, und dieses Nest hatte keinen inneren, im Holz befindlichen Teil, sondern die einzige darin vorhandene ♀ Imago mit ihren kleinen Jungen wohnte im Gespinst selber. Sie war abweichend gefärbt, sehr hell. Das zweite Gespinst, am Rand desselben Waldes gefunden, enthielt nur ein einziges Tier, eine ♀ Imago. Diese Art lebt im allgemeinen ausgesprochen kolonial; der verfilzte zentrale Teil des Nestes in einer morschen Stelle des Baumes pflegt viele Dutzende von Bewohnern zu enthalten, nicht selten auch mehrere ♀ Imagines. Da auf den Baumrinden auch Psocidengespinste vorkommen, so fragt sich, ob nicht zarte, deckenförmige Teile des riesig ausgedehnten Gespinstes, das die Rinde des Baumes oft größtenteils bedeckte, von den Rindenläusen herrühren. — Als ich einen bewohnten Baumstamm in mein Labor schaffte, wurden frisch entwickelte ♂♂ des Morgens an den Fenstern gefunden, sich lebhaft bewegend und offenbar das Licht nicht scheuend, während andere Embien sich tagsüber verstecken. — Ich empfehle diese auffallende, gar nicht seltene Embienart der Aufmerksamkeit der Entomologen in Java. Ich vermute, daß sich hinter dem merkwürdigen, weißen, häutigen Vorderteil der Fühler ein Geheimnis der Lebensweise verbirgt, dem nicht eifriger nachgegangen zu sein ich bedauere. Es ist bemerkenswert, daß die Aufzucht zwischen Gespinst und Rindenstücken immer nur Hungerexemplare lieferte (vgl. meinen Bericht von 1923); die Ernährungsweise mag eine besondere sein.

### **2. *Embia mauritanica* Lucas.**

Herr Dr. STECK in Bern teilte mir mit, er habe in der Oase Tozeur in Tunis ♂♂ der *Embia mauritanica* im Mai bei Tage auf Tamarisken-Blüten gefangen. LUCAS und VOSSELER trafen sie auf den Stengeln von Pflanzen an. Dieses für eine Embie auffallende Verhalten sei näherer Untersuchung empfohlen.

### 3. *Haploembia solieri* Ramb. und *Monotylota*<sup>1)</sup> *ramburi* Rimsky.

Im Frühjahr 1927 hatte ich zum dritten Male Gelegenheit zu ökologischen Beobachtungen an *M. ramburi* und *H. solieri* in Südfrankreich, und es ergaben sich dabei noch neue Resultate. Die *ramburi* hatten durchweg (im März) ihre Winterquartiere noch nicht verlassen und waren in der Entwicklung weiter zurück (häufig noch im 2. Stadium!) als die *solieri*, von denen nur 1 Stück noch im Winterquartier angetroffen wurde.

Die noch im Winterquartier befindlichen Tiere lagen, reglos oder wenig beweglich, in einer dicken, verfilzten, spindelförmigen Gespinstmasse, an die sich meist Gespinstgänge anschlossen. Sie wurden bald einzeln gefunden, bald in Gesellschaften, jedes Tier jedoch in seinem eigenen Kokon oder Beutel, wie ich die Gespinstmasse ihrer geringen Festigkeit wegen nennen möchte. Auch zum Zwecke ungestörter Ruhe während der Häutung werden solche Beutel hergestellt, durch die die betreffenden Tiere sich auch in einer volkreichen Kolonie zu isolieren wissen, ohne dessen jedoch unbedingt zu bedürfen.

Ein mir vorliegendes Photo eines Beobachtungsnestes zeigt einen Häutungsbeutel, der quer über eine Röhre des Gespinstes hinwegläuft. — In einem anderen Falle hatten sich Tiere in den von ihnen leergefressenen trockenen Fruchtständen von *Campanula*, die als Futter in das Nest getan waren, isoliert (Abb. 13d). — Die Überwinterungsbeutel in Frankreich befanden sich unter Steinen, sehr oft an deren Unterseite befestigt oder in Löchern und Ritzen des Steins verborgen.

*Ramburi* war viel häufiger und ist weniger an bestimmte Verhältnisse der Umgebung gebunden als *solieri*. Erstere Art ist entschieden Kulturfollower, d. h. sie ist nicht an eine natürliche Landschaft gebunden; *solieri* fand ich hier nur in natürlicher Umgebung häufig, wie etwa in der Macchia, am steinbesäeten Seestrand und in Ölgärten, deren Boden ja nicht wesentlich durch Kultur verändert ist. In Italien freilich, wo beide Arten bei Rom, Neapel und in Sizilien im April 1930 in Masse gefangen werden konnten, trat ein solcher Unterschied nicht deutlich in Erscheinung. In Spanien dagegen bei Barcelona fand ich 1924 beim Suchen in ausgesprochener Kulturlandschaft (Felder) nur *ramburi* am Ufer eines ausgetrockneten Wassergrabens in Haufen weggeworfener Stauden und in den unteren, abgestorbenen Lagen benachbarten Grases. Das faserige Material wurde über einem Taschentuch zerzupft, und so konnten zwei Personen mehr als 100 Embien bergen, die zu dieser

<sup>1)</sup> Der Gattungsname *Monotylota* mag hier gebraucht werden, obgleich es fraglich ist, ob diese Gruppe von Arten zu Recht von *Embia* abgetrennt wird. Ein künftiger Monograph mag das entscheiden.

Zeit (September) alle im Larvenzustand waren. Bei Rom wurden beide Arten in Ölgärten bei Tivoli und an der Mauer innerhalb des großen Friedhofes San Agnese, in beiden Fällen unter Steinen, gefunden.

Ich habe 1923 beschrieben, wie *ramburi* leicht in einem Beobachtungsnest gezüchtet werden kann, das aus zwei durch einen Kittrand verbundenen Glasscheiben besteht. Sonst sind flache Petrischalen am meisten geeignet. Den natürlichen Verhältnissen entsprechende Kunstnester müßten eine Bodenschicht enthalten, aber diese Embien lassen sich auch ohne solche züchten. Erfahrung lehrt dabei den richtigen Grad der Feuchtigkeit (am besten durch ein Stück immer feucht gehaltener Watte zu regulieren). Man benötigt einen Thermostaten von 23–27°, doch scheint es, den natürlichen Verhältnissen entsprechend, besser zu sein, wenn die Larven winters mindestens zeitweise bei Zimmertemperatur gehalten werden. Es gelingt, die Entwicklung von *ramburi* zu beschleunigen; schon um Weihnachten kann man Imagines haben. Statt der einen Generation, die im Freileben im Jahre nur entsteht, werden es auf diese Weise in der Gefangenschaft etwa 1½ im Jahr, da die folgende Generation dann etwa im August erwachsen ist. In einem genau beobachteten Falle dauerte die Entwicklung nur 7½ Monate. Andererseits wurden *ramburi* aus Südfrankreich, die ich den Winter 1933/34 hindurch im Thermostaten (25°) hielt und vom Mai ab in Zimmertemperatur, erst Anfang Juli geschlechtsreif. Vielleicht brauchen sie zu schneller Entwicklung erst eine kühle und dann eine warme Temperatur. In einem ungeheizten Wohnungsflur überwinterte Larven verpilzten großenteils an *Botrytis* sp., vermutlich *bassiana*.

Die Öffnungen (mehrere) der Beobachtungsnester („Flachgläser“) sowie gelegentlich zur Zucht benutzte Reagenzgläser sind mit Watte verschlossen. Weibchen und Larven erzwingen sich den Ausgang nur dann, wenn es im Nest zu trocken wird; Männchen dagegen neigen zum Auswandern. Die Nester werden daher meist in große Briefumschläge gesteckt oder eingewickelt. Als Nahrung dienen abgestorbene Pflanzenteile mannigfachster Art, Moos und Flechten, Schuppen von Kiefernzapfen, morsches Holz, dazu stickstoffreichere Nahrung in Gestalt von Hasel- oder Erlenkätzchen, im Winter gesammelt. Gern wird Nußkern gefressen. Weizenmehl, das MUKERJI empfohlen hat, habe ich noch nicht probiert. So konnte ich *ramburi* einige Jahre lang weiterzüchten, dann aber starben eines Tages alle Eigelege ab, und es war zu Ende. *Solieri* ist etwas schwerer zu halten und zu beobachten. — Die ♂ Imago bedarf keiner Nahrung.

Von Ende März bis gegen Ende April 1934 konnte ich in Dalmatien auf der Insel Hvar (Lesina) einige Beobachtungen über das Leben der Embien daselbst anstellen. Vertreten sind *solieri* und *ramburi*. Auf kultiviertem Land fand ich sie nicht. Im Buschwald und in der felsigen, baumlosen Hügellandschaft fand ich nur *solieri*, kann aber nicht behaupten, daß *ramburi* daselbst nicht vorkomme. Letztere ist bestimmt zu finden auf Grasflächen und in Talsohlen, vielleicht in Ölgärten, immer unter Steinen. Auffällig war es, wie weit die Embien noch im Wachstum zurück waren. Keine war über das 2. oder 3. Stadium hinaus. Allerdings war zufolge kühlen Wetters alles daselbst in der Entwicklung zurückgeblieben. Äußerst selten waren die Gespinste an der Unterseite von Steinen befestigt; Überwinterungsbeutel wurden nicht gefunden. Sehr oft saßen die E. auf statt in ihren Gespinsten, wenn der Stein aufgedeckt wurde, so daß sie sehr leicht gefangen werden konnten. Sie verhielten sich also in verschiedenen Beziehungen anders als die in Südfrankreich; derartige Nuancen wird man stets beobachten, wenn man eine Insektenart in verschiedenen Teilen ihres Verbreitungsgebietes verfolgt. Da in Dalmatien schon im Mai die Vegetation zwischen den Felsen vertrocknet, so wäre es von Belang, das Leben der E. daselbst in den Sommermonaten zu verfolgen. Meine Embien von dort, in Zimmertemperatur in Rostock gehalten, wurden zumeist erst Anfang Juli geschlechtsreif, einige erst später. —

Diese beiden südeuropäischen Embiiden leben immer nur am Boden oder im Inneren niederer Pflanzen, nie an Rinden. Meist befindet sich ihr Gespinst unter einem etwas flachen Stein. Daß sie nicht an Rinden wohnen, erklärt sich leicht daraus, daß sie daselbst im Winter zeitweise Temperaturen ausgesetzt wären, die sie nicht ertragen können. Der Stein aber bietet ihnen manche ökologische Vorteile: Erstens bleibt der Boden daselbst länger feucht, was in jenen ariden Klimaten sehr wichtig ist; zweitens wird das Licht, das die Embien sehr scheuen, ferngehalten; drittens kommt trotz des Lichtabschlusses ihnen die von dem Stein absorbierte Sonnenwärme zugute, wie er sie andererseits auch vor zu hohen Temperaturen, die der Boden in der Umgebung in der glühenden Sonne annimmt, behüten mag; m. a. W., der Stein scheint ausgleichend auf die Umgebungstemperatur der E. zu wirken, denn nach dem Verschwinden des Sonnenscheins spendet er die von ihm festgehaltene Wärme den E. Trocknet die Erde auch unter dem Stein aus, so sucht man die E. darunter meist vergebens. Vermutlich ziehen sie sich dann tiefer in die Erde zurück.

Überraschenderweise ist durch Zufall eine Bastardierung zwischen dem flügellosen ♂ der *M. ramburi* und einem Weibchen einer geflügelten Art zustande gekommen. Im November 1927 suchte ich bei Rom auf den Feldern in der Gegend des erwähnten Friedhofes nach Embien. Ich fand solche nur auf dem Gelände eines Steinklopfers, wo überall Steinbrocken herumlagen. Wenn darunter Gras verrottete, so waren auch Embien da, die sich davon ernährten. Es wurden nur wenige Larven gefunden, aus denen sich im Frühjahr in Rostock *solieri*-Imagines und 1 ♀ einer größeren, dunklen Art entwickelte, dessen Gelenkhäute rötlich waren. Ich hielt es für *ramburi* und setzte ein ♂ dieser damals jahrelang gezüchteten Art hinzu. Offenbar erfolgte Paarung, denn das ♀ legte vom 1. III. ab Eier, deren es am 13. III. etwa 70 hatte. Die Eier hafteten teils am Boden des Gefäßes, eines Reagensglases, teils waren sie im Gewebe. Das ♀ schien sie nicht herumzutragen (im Gegensatz zu *ramburi*); gestört, suchte es sie durch Spinnen zu schützen. Die Eier waren mit zernagten Nahrungspartikelchen versehen. Am 20. III. wurden die ersten Jungen bemerkt, deren Zahl auf 83 anwuchs. Zu meinem nicht geringen Erstaunen waren die Imagines, die sich vom August ab, die meisten im Oktober, entwickelten — die ganze Zucht war jederzeit in hoher Wärme (27°) — keine *ramburi*, sondern Bastarde. Die ♂♂ waren geflügelt, ihre Genitalanhänge zeigt Abb. 2c. Sie stehen zwischen *ramburi* und einer geflügelten Art, die wohl nur *E. mauritanica* sein kann. Dann müßte diese Art bei Rom vorkommen. Ich suchte das 1930 durch erneutes Sammeln bei Rom festzustellen; leider ging das gesammelte Material vorzeitig zugrunde. Wiewohl die Mutter der Bastarde durch plumpe Form und rötliche Gelenkhäute einen von normalen *ramburi* abweichenden Eindruck machte, ist doch dieses Färbungsmerkmal nicht etwas, das sie von *ramburi*-♀♀ unterscheidet. In meinem Material aus Südfrankreich, besonders aber in dem aus Dalmatien stammenden traten 1934 in Rostock ♀♀ auf, die ebenfalls rötliche Gelenkhäute hatten (zum Teil nur am Abdomen), während diese in der Regel fahlbraun sind. — Bezüglich der Bastarde sei noch bemerkt, daß sie als Larven vom Verf. auf eine Reise nach Nord-Amerika mitgenommen wurden, weil es an geeigneter Vertretung für ihre Pflege fehlte. Das Gros der Tiere, wenn nicht alle, erreichten dort in Amerika das geflügelte Stadium. Obwohl von normaler Vitalität, pflanzten sie sich nicht fort. Auch dies spricht dafür, daß es Bastarde waren. Parthenogenese ist unwahrscheinlich, bisher bei Embien überhaupt nicht beobachtet.

Die Flügel entsprechen völlig den von LUCAS und KRAUSS für *mauritanica* gegebenen Abbildungen. Sie messen 5,5 bzw. 5 mm in der Länge; das ♂ ist 10 mm lang. Vergleicht man Abb. 2a bis 2d miteinander, so erkennt man, daß die Hinterleibsenden von *ramburi* und *mauritanica* im wesentlichen gleich gebaut sind, aber erheblich variieren. Das ♂ von Arabien nähert sich darin mehr *mauretanica* als *ramburi*, mußte aber seiner Flügellosigkeit wegen zu *ramburi* gezogen werden. Es scheint, daß *ramburi* und *mauritanica* Arten eines Formenkreises am Mittelmeer sind, deren Areale sich teilweise überschneiden. Die „Gattung“ *Monotylota* erscheint in diesem Lichte wenig berechtigt.

#### 4. *Aposthonia vosseleri* Krauss und *Oligotoma saundersi* Westw.

Innerhalb der Stadt Malang (in Ost-Java) waren oft Embiengespinste an alten rindenrissigen Bäumen zu finden und von *A. vosseleri* und *O. saundersi* bewohnt. Da Rindenstücke oft die Unterlage kultivierter Orchideen bilden, die in den offenen Veranden der Häuser in Java hängen, so treten die Spinnfüßler auch in Verbindung mit Orchideen auf, und dies hat noch einen besonderen Grund: Die Wurzelpilze der Orchideen locken die E. als Nahrung an; die Wurzeln werden von ihnen von unten her zernagt, und die Orchideen hören dann auf zu blühen. Man nimmt an, daß die Wurzelpilze der Orchidee Stickstoff liefern; wenn das der Fall ist, so finden die Spinnfüßler hierin eine stickstoffreichere Nahrung, als ihre sonstige Umgebung sie bietet. In Malang litt besonders *Phalaenopsis amabilis* auf diese Weise.

Bei *vosseleri* fällt die große Veränderlichkeit ihres Substrates auf: außer an Rinden und Orchideen wurde sie an trockenen Zweigenden, an einem verholzten Geiltrieb von Citrus und an Opuntien im Felde gefunden<sup>1)</sup>.

Als ich gegen Ende Juli 1924 Java verließ und in Batavia mehrere Tage warten mußte, fand ich in dem Stadtteil Weltevreden nur wenig Bäume mit rissiger Rinde, die nicht Gespinste aufzuweisen gehabt hätten. Die große Trockenheit aber zwingt zu dieser Jahreszeit die E. sich in vor Austrocknung geschützte Schlupfwinkel zurückzuziehen und viele vorher bewohnte aufzugeben; dann sind sie sehr schwer zu finden.

Ein paar Stunden Aufenthalt in dem an der Westspitze von Sumatra gelegenen Hafen Padang gab Gelegenheit zu reichem Fang. An und in der Rinde von „Ladji-Ladji“ genannten Bäumen — die Rinde ist

<sup>1)</sup> In Indochina und Malacca, s. „Capita Zoologica“, S. 10.

sehr weich und wasserreich — befanden sich zahllose Gespinste von *O. vosseleri jacobsoni* und *saundersi*. In meiner Veröffentlichung von 1923 schrieb ich, diese Art („*Embia* sp.“) habe keine Schlupfwinkel im Substrat des Nestes. Das ist oft, aber nicht immer der Fall.

### 5. *Oligotoma greeniana* Enderl.

Das Vorkommen von *O. greeniana* bei Colombo habe ich früher geschildert. Bei erneuter Suche daselbst 1924 fiel mir ein Stück in die Hände, an dem ein Ektoparasit haftete, die Larve einer Schlupfwespe. Nach einiger Zeit war die E. tot, der Parasit verpuppte sich und erwies sich bei der Entpuppung als eine Bethylide (Hymen.), die J. J. KIEFFER in den Entom. Mittlgn. XIV, 1925 als *Mystrocnemis embiidarum* beschrieben hat. Vorher war von keiner Art der Gruppe Sclerogibbinae, zu der diese Schlupfwespe gehört, die Lebensweise bekannt.

### 6. *Oligotoma nigra* Hag.

Ein paar Tage Aufenthalt in Kairo (im September 1924) boten wiederum Gelegenheit, nach E. zu stöbern. Aus der Literatur war mir bekannt, daß SCHAUM 1851 auf der Nil-Insel Rhoda *O. nigra* Hag. gesammelt hat. Er schöpfte sie (die ♂♂) besonders abends von Gräsern. Menschenalter vergingen, in denen dieses ganz und gar nicht seltene Tier verschollen war, bis 1918 W. E. EVANS die Art in Mesopotamien (bei Amara) wiederfand, wie SILVESTRI 1923 berichtet hat.

Die Insel Rhoda ist heute ein Stadtteil von Kairo, jedoch teilweise unbebaut. Ich suchte zunächst — es war morgens — auf einer trockenen Sand- und Grasfläche unter Steinen, fand jedoch keine Spur. Alsdann ging ich in einen bewässerten Fruchtgarten, und hier fand meine Frau sehr bald ein Gespinst auf der Rinde einer Dattelpalme. Es zeigte sich dann, daß jede Dattelpalme zahllose Gespinste trug, und daß diese auch auf dem Erdboden zwischen Gras und Blättern sowie in abgefallenen, abgestorbenen Dattelfrüchten zu finden waren, in denen sowohl Borkenkäfer als auch diese Spinnfüßler wohnten. Auch andere Bäume, selbst Sträucher und vertrocknete Zweiglein, waren übersponnen. ♂ Vollkerfe wurden nicht gefunden, auch war Ketschern am Abend vergeblich. Das ganze Material wurde lebend mitgenommen und in Deutschland durch Zucht vermehrt.

Sie vermehrten sich in die Tausende; sieht man von den Ansprüchen an Wärme und Feuchtigkeit ab, so ist die Zucht nicht schwerer als etwa eine Mehlwurmzucht. Die Futteransprüche sind ebenso gering

wie die oben geschilderten von *M. ramburi*. *Nigra* nimmt gern Dattelkerne als Futter an, während andere E. diese steinharten Samen nicht annagen. Erst nach mehreren Jahren ging die ganze Zucht durch einen unglücklichen Zufall zugrunde.

Mehrere Generationen folgen im Laufe eines Jahres aufeinander. Häufig konnten Häutungsbeutel beobachtet und im Falle der Abb. 13c photographiert werden: Ein auf beiden Enden geschlossenes Gespinst, das, zwischen den Laufröhren liegend, mit diesen keine Verbindung hatte. Nicht immer sind diese Kokons so deutlich; aber auch sonst wurde beobachtet, daß sich häutende Tiere sich gern an entlegenen Stellen isolieren und diesen Schlupfwinkel auch dann nicht verlassen, wenn der Beobachter ihn grell beleuchtet. Daß die Verstecke, wenn nicht immer, so doch oft, abgeschlossen sind, geht daraus hervor, daß Nestgenossen, die in der betreffenden Richtung liefen, die Röhre nicht betraten, sondern schräg abbogen.

#### Die Begattung, die Fortpflanzung und das Gemeinschaftsleben bei *M. ramburi* und *O. nigra*.

Es gelang einige Male, die sehr merkwürdige Begattungsweise von *ramburi* zu beobachten, jedoch immer nur kurze Zeit oder bei unvollkommenem Licht, da grelle Beleuchtung diese Dunkeltiere stark beunruhigt, so daß die Pärchen auseinanderlaufen. Sobald das ♂ dem ♀ im Gespinst begegnete, geriet das ♂ in zitternde Erregung und ging mit aufgesperrten Kiefern auf das ♀ zu, das anfangs, die Kiefer auch seinerseits aufsperrend, retirierte, später aber auf das ♂ zuing. Nach einigem Hin und Her ergriff das ♂ den Vorderkopf des ♀, ihn mit den soweit als möglich aufgerissenen Kiefern seitlich umschließend, so daß er zur Hälfte darin verschwand. Dieser Griff, dem das ♀ anfänglich etwas Widerstand entgegensetzt, macht es nach kurzer Zeit willenlos. Das ♂ begab sich nun, ohne seinen Griff zu lockern, an die Seite des ♀, den Kopf desselben nach rechts seitlich biegend, näherte seinen Hinterleib dem des ♀ und vollzog die Begattung. Die beiden Tiere bilden also dabei einen Ring, das ♂ macht mit dem Abdomen eine halbe Wendung, sein Hinterende liegt unter dem des ♀, etwas seitlich darunter hervorstehend (Abb. 10). Die Begattung dauerte etwa eine Viertelstunde, während deren die beiden sich reglos verhielten. Dann löste sich die Vereinigung der Geschlechtsorgane, das ♂ hielt aber den Kopf des ♀ noch etwa 1 Minute lang umklammert. Als es diesen losgelassen hatte, ging es noch mehrmals auf das ♀ zu und machte schwache Versuche, den Kopf aufs neue zu umklammern, gab aber angesichts



der Apathie des ♀ diese Absicht auf. Die Tiere blieben dann noch einige Zeit beieinander, erschöpft ruhend. Wechselte das ♀ seinen Platz, so folgte ihm das ♂. Nach einer gewissen Zeit jedoch trennten sie sich. Einige Stunden später befand sich das ♂ ruhend an einem versteckten Platz im Gespinst, das ♀ war in lebhafter Bewegung. Später pflegte sich das ♂ in der Nähe des ♀ zu befinden und zeigte oft geschlechtliche Erregung.

Der Vorgang war nur wie durch einen Schleier sichtbar, weil er sich innerhalb des Gespinstes abspielte. Es gelang später, die Begattung außerhalb des Gespinstes herbeizuführen, und sie bei schwachem Licht zu beobachten. Man könnte übrigens einwenden, die sonderbare Haltung der Tiere beruhe auf der flachen Form des Beobachtungsglases, aber dieselbe Haltung

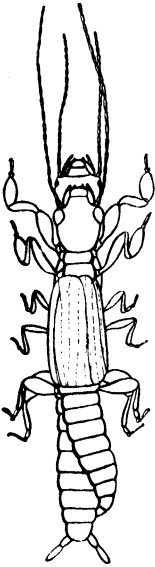


Abb. 9.  
Paarung von  
*Oligotoma nigra*.

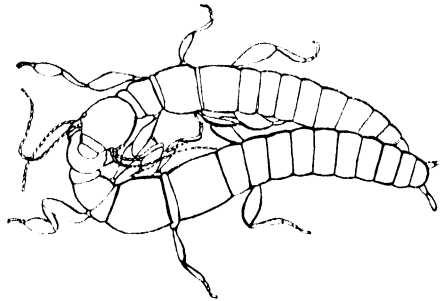


Abb. 10. Paarung von *Monotylota ramburi*.

wurde auch in hohen Gläsern, außerhalb des Gespinstes, eingenommen. In einem Falle, als das ♂ sich dem ♀ von hinten näherte, leitete es das Liebesspiel dadurch ein, daß es dem ♀ sanfte Bisse in die Oberseite des Abdomens beibrachte.

Einmal wurde beobachtet, daß das ♂ einige Minuten nach beendigter Kopula sich zusammenkrümmte und etwas aus seiner Geschlechtsöffnung Hervorragendes (ein Spermatophor?) fraß. Die *ramburi*-♂♂ nehmen also gelegentlich Nahrung auf, aber sie bedürfen derselben nicht. Ihre Kiefer, anders als die des ♀ geformt und auch anders als die anderer Embiiden<sup>1)</sup>, haben zur wesentlichen Funktion die, als Hilfsorgane der Begattung zu dienen.

Bei *nigra* verläuft die Begattung ebenso wie es MELANDER von *O. texana* beschrieben hat: das ♂ reizt das ♀ durch Betrillern mit Füh-

<sup>1)</sup> Abgebildet in: Mittlgn. a. d. Zoolog. Museum Berlin, Bd. 3, 1906, S. 224.

lern und Vorderbeinen, oft auch durch sanfte Bisse und bearbeitet auf diese Weise den ganzen Körper des ♀. Schließlich besteigt es dessen Rücken und krümmt sein Abdomen nach rechts unter dasjenige des ♀ (Abb. 9). Hieraus versteht man die Asymmetrie und Linksdrehung der Abdominalspitze, die den meisten Embiiden-♂♂ eigen ist. —

In der Regel einige Tage nach der Begattung, oft aber erst nach Wochen, beginnt das ♀ Eier zu legen. *Ramburi* legt innerhalb einiger Wochen bis zu 80 Eiern ab, lebt aber nachher als Muttertier noch mehrere Monate. Dieser Rest ihres Lebens ist der Pflege der Eier, wie ich sie früher (1923) beschrieb, und der Jungen gewidmet. Letztere ist nicht sehr augenfällig, doch sah ich öfter, daß das ♀ die Nestwandung, die sehr dick geworden war, aufbiß, um den Jungen einen Ausweg zu verschaffen. Auch verteilt die Mutter feinzernagtes Futter für die Jungen im Nest, während das ♀ von *solieri* um das am Substrat oder im Gespinnst befestigte Ei feinzernagte Partikelchen verteilt, die es jedoch nicht immer umrahmen, sondern sich auch in der Nähe befinden können.

Bei *nigra* verteilt sich die Eiproduktion über viel längere Zeit als bei *ramburi*, und es werden viel mehr Eier abgelegt, entsprechend einer geringeren Fürsorge für dieselben. Sie wurden im Beobachtungsnest einfach an die Unterlage angeklebt, bald einzeln, bald zu vielen. Das *nigra*-♀ hat eine lange Lebensdauer, es erlebt noch, daß die Jungen völlig heranwachsen. Die Gesamtdauer des Imaginalstadiums kann sich auf 6 Monate belaufen. Während dieser ganzen Zeit können Eier abgelegt werden, doch werden die meisten Eier in den beiden ersten Monaten hervorgebracht, später nur noch wenige. Die feststellbare Höchstzahl der Eier war 222. Auch das *nigra*-♀ verweilt dauernd bei den Jungen und zeigt keine Neigung abzuwandern. Unentbehrlich für das einzelne Junge ist die Fürsorge der Mutter nicht, denn ich konnte Junge (auch von *ramburi*) aufziehen, von denen die Mutter entfernt worden war. Aber selbstverständlich würde die Sterblichkeit der Jungen ohne die Fürsorge der Mutter viel größer sein. Wir kommen auf das Verhältnis von Mutter und Kindern noch zurück und wenden uns vorerst der Entwicklung und ihrer Dauer zu.

Das ausschlüpfende junge Tier sprengt den Eideckel. Alle mir bekannten Spinnfüßler sind zuerst glasig weiß und haben einen auffallend großen Kopf, gleichen aber sonst dem erwachsenen ♀, nur bestehen die Fühler jetzt aus 9 Gliedern (bei *ramburi*, *solieri* und *nigra*) und vermehren sich bei jeder Häutung. Bei *ramburi* und *nigra* sind normalerweise im 2. Stadium 12 Glieder vorhanden, im 3. 15, im 4. 18 und beim

erwachsenen Tier 20 oder mehr. Aber es kommen sehr häufig höhere oder niedrigere Zahlen vor; auch knicken ja immer bald einzelne Glieder oder der größte Teil des Fühlers ab und die Regeneration führt zu un-

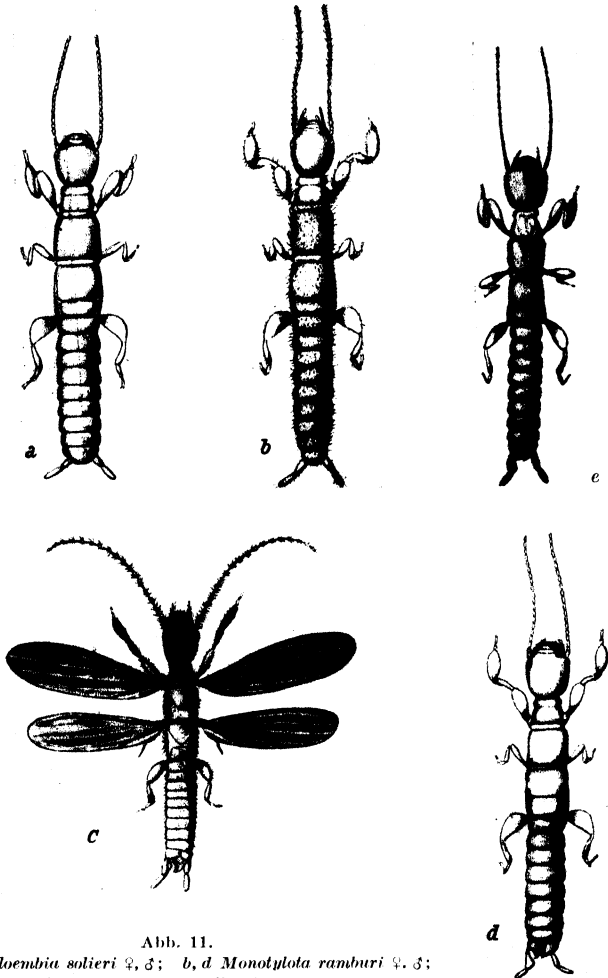


Abb. 11.

*a, e Haploembia solieri* ♀, ♂; *b, d Monotylota ramburi* ♀, ♂;  
*c Oligotoma nigra* ♂. Alles 4 × vergr.

regelmäßigen Bildungen. Alle von mir oder anderen daraufhin untersuchten Embien machen 4 Häutungen durch: *major* (Imms), *ramburi* und *nigra*. Im 4. Stadium treten beim jungen ♂ geflügelter Arten Flügelstummel auf.

Die Entwicklung erfuhr in der Gefangenschaft eine starke Beschleunigung. Während *ramburi* in Südfrankreich frühestens im April geschlechtsreif wird, großenteils aber erst im Mai oder noch später, so daß die Larve zu ihrer Entwicklung etwa 10 Monate braucht (mit winterlicher Unterbrechung), waren in der Gefangenschaft die ersten der aus Spanien mitgenommenen schon im Januar erwachsen; die erste in Rostock gezüchtete Generation war im September desselben Jahres geschlechtsreif. Der natürliche Rhythmus der Aufeinanderfolge der Generationen im Wechsel der Jahreszeiten wurde also nicht beibehalten. Immerhin behielt die Entwicklung eine längere Dauer als bei *nigra*. Die Temperatur wurde bei den Zuchten nicht konstant gehalten. — *Nigra* vollendete in meinen Zuchten ihre Entwicklung in wenigen Monaten (siehe die Kasuistik) und brachte es auf 3 Generationen im Jahre.

Das Männchen ist nur ein Gast in der Mutterfamilie (dem Gynopaedium) der Embien. Die sexuelle Anziehung hält es oft lange oder für die ganze Dauer seines kurzen Imaginallebens in der Nähe des ♀, aber wo ein großes Gespinst von mehreren ♀♀ bewohnt wird, trifft man es nicht immer bei dem gleichen ♀ an.

Folgendes gilt für *ramburi* und für *nigra*: Zwei befruchtete Muttertiere, gleichzeitig in ein geräumiges Beobachtungsnest (13 × 18 cm) gesetzt, machen sich getrennte Nester, die sich nach und nach erweitern. Stoßen dabei die Gespinste aneinander, so werden sie so aneinander angeschlossen, daß sie kommunizieren. Aus den zwei Nestern wird also eins, aber jedes ♀ bleibt in seinem Bezirk bei seinen Eiern. Ausnahmslos ist dieses Verhalten nicht. Es kommt vor, daß ein brütendes ♀ selbst bis in das Zentrum des Nestbezirkes eines anderen brütenden ♀ vordringt (XXV der „Kasuistik“), ohne daß daraus ein Konflikt entsteht. Nach dem Ausschlüpfen der Jungen bleiben diese zunächst eng beisammen, und die Mutter hält sich zu ihnen. Bald aber beginnen sie mit der Spinn Tätigkeit, indem sie das Nest durch winzige Röhren erweitern, ihrer eigenen geringen Größe entsprechend (Abb. 12b). So vergrößert sich das Nest allmählich mehr und mehr, und die Jungen vergrößern ihren Laufbereich. Eines Tages stoßen sie dabei mit den Nachbarjungen zusammen, die beiden Scharen vermischen sich, und nunmehr machen auch die Mütter gemeinschaftliche Sache; eine große, aus zwei Familien bestehende Kolonie ist entstanden.

So ist der Verlauf, wenn reichlich Raum zur Verfügung ist. Setzt man aber 5–6 Muttertiere in ein Beobachtungsnest, so ist das Ergebnis der Beobachtung nicht eindeutig. Die Innehaltung eines bestimmten

Bezirktes ist dem einzelnen ♀ dann nicht gut möglich, aber ich habe nie Reibungen bemerkt. Das ganze große Gespinst, das entsteht, ist allen gemeinschaftlich, wenn auch faktisch jedes ♀ gewöhnlich bei

Abb. 12.



a mit Eiern im Februar.



b mittlerer Teil, von der anderen Seite im März aufgenommen.  
Die Jungen haben winzige Gänge hergestellt.



c das Nest um Mitte Mai.

Gespinst eines *Monotylola ramburi* ♀ in künstlichem Nest. (Alles verkleinert.)

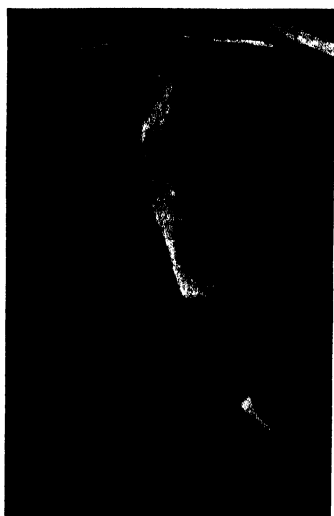
seinen Eiern anzutreffen ist, mit denen *ramburi* aber hin- und herzieht. Man hat also gern eine eigene geräumige Wohnung, weiß sich aber auf engem Raum gemeinschaftlich einzurichten und zu vertragen.

Junge, zusammen in ein neues Glas gesetzt, spinnen zwar jedes für sich, aber jedes schließt sein Gespinst an das benachbarte an und arbeitet, wo immer es spinnt, so, daß ein Gemeinschaftsnest entsteht.

Abb. 13.



a Nest einer *Monotylota ramburi* mit Jungen im November.



b Gespinstpartie von *ramburi* (um die Endigungen des Gespinstes zu zeigen).



c *Oligotoma nigra*, Gespinst, in der Mitte ein ganz davon isolierter Hütungsbeutel



d *M. ramburi*, Überwinterungsnester in Campanula-Samenkapseln, die als Futter gereicht waren.

Gespinnste in künstlichen Nestern.

Ohne Plan, aber durch den gleichgerichteten Instinkt aller Bewohner sinnvoll, entsteht ein aus zahllosen kommunizierenden Röhren und Decken bestehendes Nest, weil jede Embie jedes Gespinst, mit dem sie in Berührung kommt, wie selbstgefertigtes behandelt. Sie nimmt es in Gebrauch, bessert daran herum und erweitert es. Schließlich wird aber der Raum zu eng, und man zerstreut sich zur Gründung neuer Kolonien. Das Gewöhnliche ist immerhin die Einzelfamilie, aber Fusionen solcher erfolgen reibungslos.

Bringt man je 2 Embien von zwei verschiedenen Arten in eine leere Petrischale, so rennen alle längs des Randes im Kreise. Dabei gibt es Beißerei zwischen den Arten. Eine kreisförmige Röhre längs des Randes wird hergestellt. Die Artgenossen hocken schließlich eng beieinander an entgegengesetzten Seiten, begegnen einander aber immer wieder, wenn sie in Bewegung geraten, wobei sich die Feindseligkeiten erneuern, obwohl sie bei Begegnungen meist zurückzucken und sich rückwärts bewegen. In geräumigen Beobachtungsnestern können zwei Arten ziemlich reibungslos nebeneinander leben, selbst wenn die Kolonie dicht bevölkert ist.

Nimmt man *ramburi*-♀♀ ihre treubehüteten Eier und gibt ihnen fremde, so werden sie oft angenommen. Fügt man den Eiern eines ♀ fremde hinzu, so werden sie in einem Teil der Fälle adoptiert, auch wenn es so viele sind, daß die Anzahl dadurch verdoppelt wird, in anderen Fällen nicht beachtet. Wiewohl die Umstände mitsprechen mögen, so hat man doch den Eindruck, daß es Muttertiere mit sehr stark entwickeltem Brutpflegeinstinkt gibt und andere, bei denen dieser Trieb weniger stark ist; das drückt sich in einer mehr oder weniger eifrigen Pflege der eigenen Eier deutlich aus.

Der Zusammenhalt einer Kolonie muß, damit neue Plätze besiedelt und neue Kolonien gegründet werden können, spätestens einige Zeit, bevor die Nymphen Imagines werden, aufhören. Gelegentlich mag sich, schon rein zufällig, manche Larve früher von ihrer Familie trennen. Genauere Feststellungen fehlen, doch habe ich früher berichtet, daß man von einer gewissen Zeit im Frühjahr an die Embien der französischen Riviera einzeln anzutreffen pflegt, auch wandernd außerhalb der Gespinste; auf freien unbewachsenen Plätzen, wo in der Dämmerung die Wanderung beobachtet werden kann, waren freilich die Wanderer immer ♂♂, ♀♀ aber lagen zuweilen ohne Gespinst unter einem Stein.

Sind die Embienarten, deren Leben wir geschildert haben, also *ramburi* und *nigra*, sozial lebende Insekten? Ich habe an anderer Stelle<sup>1)</sup> unterschieden zwischen praesozialen (z. B. Wanderheuschrecken, *Hypnomena*-Raupe), subsozialen (z. B. *Necrophorus*) und sozialen Insekten (den in Staaten lebenden), d. h. die letzteren sind sozial i. e. S. Die Embien müssen den subsozialen zugerechnet werden. Ihr Gesellschaftsleben beruht auf folgenden Eigenschaften:

1. Sie verhalten sich friedlich gegeneinander — die erste Voraussetzung alles sozialen Lebens. Sie bleiben auch friedlich, wenn der Lebensraum sich verengt.

2. Es findet Brutpflege statt, und die Mutter bleibt bei den Jungen bis an das Ende ihres Lebens, das bei *nigra* so verlängert ist, daß die Mutter ihre Enkel noch heranwachsen sieht. Auch diese Langlebigkeit des ♀ gehört zu den Grundlagen des sozialen Lebens der Embien.

3. Junge Tiere haben einen Geselligkeitstrieb zu allen Artgenossen, der bis gegen Ende des Larvenlebens anhält. Sie können bei Raumangel ohne Schaden und ohne Reibungen in großer Zahl auf engem Raum leben.

4. Das positiv thigmotaktische Verhalten zu jeglichem Gespinst, eigenem oder fremdem, und der architektonische Instinkt jedes Individuums führt zur Entstehung von Gemeinschaftsnestern auch solcher Individuen, die nicht zur gleichen Familie gehören.

5. Ein Punkt ist fraglich: Haben die E. wie Termiten, Ameisen usw. das Prinzip der Wirtschaft? Tragen sie Vorräte ein? Gewisse Beobachtungen scheinen dafür zu sprechen. Immer findet man in ihren Gespinsten verteilt außer Kotballen Kügelchen zernagten Materials, etwa Holzfasern, das geeignet ist als Nahrung zu dienen. Dieses Material ist aber manchmal auch Erde, und ich habe daher früher immer angenommen, daß es zur Verstärkung des Nestes diene. So schrieb ich 1923:

„In einem Nest (einer Larve von *ramburi* oder *solieri*) am Waldrand befanden sich Kügelchen, die aus dem Blütenstaub von Kiefern hergestellt waren, welcher zu dieser Zeit (Mitte April) überall den Boden bedeckte. Unter dem Mikroskop zeigte sich, daß es nicht etwa Kotballen waren, sondern daß der Blütenstaub frisch zusammengeballt war. Er diente offenbar nur zur Verstärkung der Gespinstwand, wie in anderen Fällen dazu Holzmulm oder Erde verwendet werden.“

Ich bin heute der Richtigkeit des letzten Satzes nicht mehr durchaus sicher. Daß für die Jungen kleine Mengen zernagten Materials — das dann nicht zu Kügelchen geformt zu werden pflegt — bereit-

<sup>1)</sup> FRIEDERICHES, Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftl. Zoologie, Bd. 1, S. 33.



gestellt werden, ist ja sicher. Könnten nicht die außerhalb der Brutpflege im oder am Nest zuweilen niedergelegten Kügelchen oder Häufchen, wenn sie etwa aus zernagter Holzmasse bestehen, den doppelten Zweck der Verstärkung des Nestes und der Ernährung haben? Jedenfalls sind sie dann auch zur Ernährung geeignet. Aber es hieße phantasieren, wollte man daraus allein schon das Prinzip der Wirtschaft für die Embien abstrahieren. Dieser Punkt bedarf weiterer Untersuchung, die sehr schwierig ist, weil sich im Gespinst alles wie unter einem Schleier vollzieht und zur Untersuchung das Gespinst meist zerstört werden muß, wodurch die Aufzucht des betreffenden Tieres empfindlich gestört wird. Wiewohl in diesem Punkte nun meine Untersuchungen eine beträchtliche Lücke aufweisen, so glaubte ich doch, die schon sehr lange sich hinziehenden Beobachtungen jetzt zu einem vorläufigen Abschluß bringen zu müssen.

Im einzelnen ist noch zu sagen: Bei der jüngsten Gelegenheit — in Dalmatien — achtete ich viel auf Vorräte bei den noch sämtlich im Larvenzustand befindlichen Embien. Ich fand aber nichts dergleichen, auch keine Verstärkung der Nestwände durch Erde oder zernagtes Material. Andererseits befand sich im Gespinst gefangen gehaltener größerer *ramburi*-Larven mehrfach solches Material. Man muß hierbei mit der Möglichkeit rechnen, daß die Zerkleinerung von Mulm u. dgl. oft einfach zur Bautätigkeit gehören kann, zwecks passender Anbringung des Gespinstes.

Jedenfalls sind die E. vom eigentlichen sozialen Leben weit entfernt, aber von allen subsozialen Insekten mögen sie diejenigen sein, deren Gemeinschaftsleben am weitesten in der Richtung zum Sozialismus vorgestoßen ist, mag dieser auch nur in der Gemeinschaftlichkeit der Wohnung bestehen.

Das Sozialleben ist für kein aktives Stadium der E. unentbehrlich. Isolierte, ganz junge Tiere (auch *ramburi*) konnten aufgezogen werden. Was die Eier betrifft, so bedürfen die von *nigra* und *solieri* der Mutter nicht, für *ramburi* fehlt diese Untersuchung noch. —

Mit Bezug darauf, daß ich 1923 der Gruppe die deutsche Bezeichnung „Spinnfüßler“ neu zu geben glaubte, machte mich Dr. H. KARNY darauf aufmerksam, daß er schon vor Jahren in der Zeitschrift „Natur“ jene naheliegende Bezeichnung gebraucht habe.

Von den Reisen, die ich im Verfolg dieser Untersuchungen ausführte, wurde die des Jahres 1927 (nach Südfrankreich) von der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft durch eine Beihilfe unterstützt.

### Kasulistik (*Ramburi* und *Nigra*).

Aus den vielen Protokollen mögen wenigstens einige hier wiedergegeben werden:  
Eierzahl, Entwicklungsdauer, Lebensdauer.

I. *Ramburi*, ♂ und ♀ (sehr groß: 11 bzw. 14 mm) am 20. I. zusammengesetzt. Begattung sofort. 26. I. die ersten Eier. Die Dichte des Gespinstes verhinderte Zählung der Eier. Das Eierlegen hörte in der 2. Februarhälfte auf. Das ♀ starb am 26. III., das ♂ (vielleicht durch Nässe verunglückt) schon am 6. III.

Mit dem Pärchen zusammen wurde 1 große Larve gehalten. Machte sich bald einen isolierten, aber an beiden Enden offenen Häutungsbeutel. Durch Untersuchung bei hellem Licht gestört, lief sie heraus und machte sich an anderer Stelle eine erweiterte Röhre, in der sie ruhte, jedoch nicht ungestört, denn die anderen liefen oft hindurch, an ihr vorbei. — Die Nachkommen jenes Pärchens waren im September zum Teil erwachsen, also nach  $\pm 7\frac{1}{2}$  Monaten. Das 4. Stadium hatten sie schon vor Mitte Mai erreicht.

II. *Ramburi*-♂. 18. II. Imago. Zur Fortpflanzung zugelassen. 16. III. tot. Hat 26 Tage als Imago gelebt. — *Ramburi*-♂. 15. X. Imago. Paarte sich erst am 20. X. 27. IX. tot. Hat 42 Tage als Imago gelebt. 31. X.: ♀ hat 7 Eier.

III. *Solieri*. Ein in Gefangenschaft überwintertes ♀ war um Mitte Januar erwachsen und hatte am 21. I. einige Eier. Zählung der vorhandenen Larven gegen Ende Mai ergab, daß dieses ♀ mindestens 80 Nachkommen hervorgebracht haben muß. Anfang Juni starb es; sein Imaginalleben hatte ca. 136 Tage =  $4\frac{1}{2}$  Monate gedauert.

IV. *Nigra*. 1. I.: 1 ♂ und 1 ♀, beide fast erwachsen, in ein Flachglas (Beobachtungsnest). Am 10. war das ♀ und am 11. das ♂ fertig entwickelt. 20. I.: Ein Häufchen Eier, durch Nagestückchen und Sekret zu einer kompakten Masse verbacken. Das ♀ rennt überall im Gespinst umher, kehrt aber immer zu den Eiern zurück und verweilt meistens bei diesen. Das ♂ hält sich an anderen Stellen des Gespinstes auf. 21. I.: Eierzahl 11. 24. I.: Eierzahl 23 (mindestens). 28. I.: ♂ tot. 31. I.: Eierzahl 25. 4. II.: 72. 9. II.: 85. 12. II.: Die ersten Jungen schlüpfen aus. Ein neues ♂ hinzugesetzt, das um das ♀ erfolglos warb. 17. II.: Etwa 90 Eier und wenige Junge. 11. III.: Zahl der Jungen etwa 20, der Eier 140. 17. III.: Etwa 35 Junge, 125 Eier.

Am 2. April wurde das Glas aufgebrochen und festgestellt, daß einige ♂ Nymphen und viele ♀ Nymphen vorhanden waren, andererseits auch eben ausgeschlüpfte Junge und viele Eier: 80 Junge, 132 Eier. Die Mutter wurde mit einigen Jungen in ein neues Flachglas gebracht. Es legte später noch 10 Eier (bis etwa 1 Monat vor dem Absterben). Es brachte im ganzen mindestens 222 Nachkommen hervor. Am 11. IV. war sein ältestes Junges, ein ♀, erwachsen und legte am 10. V. seine ersten Eier. Der Cylus von Ei zu Ei hatte sich in diesem Falle in 120 Tagen vollendet, die kürzeste Dauer der Larvenentwicklung 85 Tage betragen. Die Gründerin der Kolonie starb am 6. VI. Sie hatte als Imago 177 Tage, fast 6 Monate gelebt. Die ältesten ihrer Nachkommen hatten zu dieser Zeit bereits große Junge. Die Gesamtdauer des Lebens dieses ♀ kann mit 295 Tagen ungefähr berechnet werden, wenn man (bei meist 25° C) annimmt: Ei 23 Tage, Larvenleben 85, Intervall 10, nachher noch 177.

V. *Nigra*. 1. I.: ♀ wird Imago. 15. I.: 1 ♂ unbekannten Alters hinzu. 29. I.: 28 Eier. 10. II.: 73 Eier und 1 soeben geschlüpft Junges. 22. III. Junge und Eier aus dem übevölkerten Glas in ein anderes übergeführt. Rund 100 Nachkommen. ♀ nicht mehr auffindbar (ausgewandert?). 9. IV.: Das erste erwachsene ♀. 17. IV.: Die ersten erwachsenen ♂♂. Entwicklungsdauer als Larve in diesem Falle etwa 2 Monate.

VI. *Nigra*. 1 ♀, 1 ♂ bei konstant 26° gehalten. Entwicklungszeit der ersten Larven 6. XI. bis 3. II. = 90 Tage.

### Brutpflege.

VII. *Nigra*, ♀, ♂. 22. VI. Eier zusammen mit viel Nagematerial bemerkt, außerdem solches auch an einer anderen Stelle des ausgedehnten Nestes. 7. VII.: ♂ tot, war als Imago ca. 38 Tage alt geworden.

VIII. *Nigra*. Es wurde beobachtet, daß die Bereitstellung von Nagematerial zur Versorgung der Jungen bereits vor der Eiablage begann und nach derselben fortgesetzt wurde. Jedes Ei von dieser Art ist von zernagten Krümchen umgeben.

IX. *Nigra*. Eier wurden am 16. I. ohne Veränderung ihrer natürlichen Lage von der Mutter entfernt und in eine kleine Petrischale gebracht. Am 18. IV. kroch eine ♂ Imago an der Oberfläche des Gespinstes. — Wiederholung des Versuchs am 14. VII. Am 12. X. enthielt das Glas 5 Imagines.

X. *Ramburi*. Ein ♀ wurde am 22. III. von den am 20. gelegten Eiern getrennt. Bei Untersuchung am 26. V. enthielt das Glas kein Leben.

XI. *Ramburi*. 6 junge Larven des 1. Stadiums wurden am 3. VI. isoliert. Bei Untersuchung am 17. VIII. waren sie alle am Leben.

Einzelheiten über Häutungs- und Überwinterungsgespinnste. Vorräte?

XII. Bei kühl überwinternden *Solieri* (im Zimmer) zeigte sich, daß sie ein dichtes, gleichmäßiges Gewebe von der Form einer beutelartig erweiterten Röhre gesponnen hatten, die in einem Teil der Fälle an beiden Enden geschlossen war. Sie war mit Fraßmehl verstärkt, oft solches in Masse dabei aufgehäuft. Futtervorrat? Wird den E. ein Stück ganz weicher, aber noch zusammenhaltenden Holzmulms gegeben, so bohren sie sich gern darin eine Höhlung zum Daueraufenthalt. Diese Höhlung ist dann zuweilen innen nicht tapeziert. Überhaupt werden gern derartige Verstecke in Hohlräumen benutzt. Der betr. Instinkt ist also recht plastisch.

XIII. *Ramburi*. Ein genauer untersuchter Häutungsbeutel war etwa doppelt so lang als das Tier, vorn und hinten nicht völlig, aber doch soweit geschlossen, daß er für den Verkehr der Artgenossen ungeeignet war und Ameisen abhalten konnte. Die abgestreifte Haut lag hinter der Bewohnerin.

Gemeinschaftsleben bei reichlich verfügbarem Raum. Eierzahl bei *Ramburi*.

XIV. *Ramburi*. Am 20. II. 1 befruchtetes ♀ in ein Flachglas. Machte ein großes Gespinnst. Das am 24. hinzugesetzte Weibchen II drang in das vorhandene Gespinnst ein, verhielt sich darin aber nicht, als ob es zu Hause wäre, sondern brach oft

seitwärts aus, das Gespinst rücksichtslos zerstörend. Als die Eigentümerin den Eindringling bemerkte, näherte sie sich ihm, jedoch ohne Feindseligkeit; die Tiere standen einander eine Zeitlang reglos gegenüber; dann zog ♀ II sich an das äußerste Ende der Gespinsthöhle zurück.

Nachdem sie Eier gelegt hatten, hüteten die beiden ♀♀ diese zuerst ziemlich nahe beieinander, später aber brachte ♀ I die seinigen an eine entfernte Stelle des Nestes. Am 31. III. wurde beobachtet, daß es die sehr dick gewordenen Nestwandungen an 2 Stellen öffnete und so den Jungen Ausgang verschaffte. Diese saßen einige Tage in Haufen außerhalb der Öffnungen zusammen, spannen etwas und kehrten dann in das Nest zurück. Noch immer kommen die beiden ♀♀ einander nichts ins Gehege, jedes hat deutlich seinen Bezirk. Vom 10. V. ab fand ein Hinüber- und Herüberwandern der Jungen statt. — Die Gesamtzahl der Eier des ♀ I konnte als etwa 80 betragend festgestellt werden.

XV. *Ramburi*. 1 Pärchen mit Eiern und ein ♀ mit Eiern wurden am 19. V. in ein Beobachtungsnest gebracht. Die Eier wurden mit Gespinst zusammengegrafft hineingetan. Es entstanden zwei getrennte Gespinste. Das ♂, vorher zu ♀ I gehörig, befand sich am 24. V. in Nest II nahe dem ♀. Dieses hatte am 12. VI. Junge, etwas später hatte auch ♀ I solche. Die Gespinste sind jetzt durch einen Gang verbunden, aber jedes ♀ verharrt in seinem Teil. 21. VI. Die beiderseitigen Jungen, obwohl zum Teil noch Eilarven, verkehren durch den Verbindungsgang miteinander. 26. VI. Eine ♀ Imago lief durch sämtliche Nestteile hindurch.

XVI. *Nigra*. Am 14. II. wurden 2 ♀♀ und 2 ♂♂, alle noch unfertig, zusammen in ein Flachglas gesetzt. 18. II.: 1 ♂ fertig entwickelt. 4. III.: 2 ♀ fertig entwickelt. 5. III.: Anderes ♂ fertig. 11. III. Die Pärchen haben sich gefunden, sitzen immer dicht zusammen, jedes Pärchen in einem besonderen Nestteil. Die ♀♀ schweifen oft umher, kehren aber zu ihrer Hauptröhre zurück, wo ihr ♂ sie erwartet. Auch die ♂♂ wechseln zuweilen ihren Platz, kehren aber immer zurück. 16. III.: 1 ♂ tot. 20. III.: 1 ♀ hat 9 Eier abgelegt. 23. III.: Das überlebende ♂ befand sich heute bei dem verwitweten ♀. 25. III.: Die beiden ♀♀ benutzen das ganze Nest gemeinschaftlich. Die Eier liegen jedoch getrennt.

XVII. *Nigra*. Am 10. III. 2 ♀♀ in eine Petrischale. Machten zusammen ein Gespinst und benutzten es zunächst ungeteilt. Später hatte jedes seinen kleinen Bezirk; der Verbindungsgang wurde nicht benutzt, auch als im IV. Junge erschienen, zunächst noch nicht. Am 20. V. aber wurde eines der ♀♀ gesehen, wie es in den Bezirk des anderen lief und darin verblieb. Von da ab kam das öfters vor.

#### Gemeinschaftsleben bei dichter Besetzung.

XVIII. 5 *Ramburi*-♀, die bereits Eier gelegt hatten, wurden am 10. V. mit diesen, jedes mit den seinigen, in ein Beobachtungsnest gebracht. Jedes ♀ ließ seine Eier zunächst da, wo ich sie hingeschoben hatte, und es entstanden, der Lage der Eierhäufchen entsprechend, 2 Gemeinschaftsnester, von denen 1 2 und II 3 Familien enthielt. Innerhalb derselben behielt jedes ♀ seinen Bereich und entfernte sich mit seinen Eiern nicht weit von der ursprünglichen Stelle.

31. V. 1 ♀ hat einige Junge, die sich zunächst noch zwischen den Eiern aufhalten. — 12. VI. Die meisten Jungen sind ausgeschlüpft; sie machen keinen Unterschied zwischen dem Bereich der Mutter und dem Nachbarbereich. Jedoch

ist noch keine Verbindung durch Spinnen zwischen Nest I und II hergestellt. — 14. VI. Das ganze Beobachtungsnest ist eine große Kolonie, ein zusammenhängendes Gespinst geworden, in dem die Jungen keine Grenzen kennen. Die Eier werden von den Müttern noch an bestimmten Stellen betreut, die aber nicht mehr die ursprünglichen sind. Die Mütter pflegen sich noch auf bestimmte Bezirke zu beschränken und darin den Jungen Nagebrocken, die jetzt z. T. schon ziemlich grob sind, zurechtzulegen, z. B. Stückchen von Erenkätzchen. — 26. VI. Mehrmals begegneten Mütter einander auf ihrem Wege, und zwar in friedlicher Weise. Dichte Haufen von Jungen werden nicht rücksichtslos durchbrochen, sondern die Mütter schlängeln sich vorsichtig hindurch.

Am 28. VI. wurde das Nest aufgelöst. Am Tage zuvor hielten drei Mütter sich zusammen an einer Stelle auf. Sie lebten noch am 22. VII.

XIX. *Nigra*. 1 Pärchen am 11. I. zusammen. 20. I. Eier. 28. I. ♂ tot. Bis 9. II. 85 Eier. 12. II. die ersten Jungen, also nach 23 Tagen. 13. II. 86 Eier und einige Junge. 12. II. 1 neues ♂ hinzu. Fand das ♀ erst nach einigen Stunden, warb vergeblich. 11. III. etwa 20 Junge, 140 Eier. 2. IV. Das Glas wurde aufgebrochen und festgestellt, daß 80 Junge, darunter Nymphen und 132 Eier vorhanden waren. Das Muttertier mit einigen Jungen wurde isoliert. Es legte später noch 10 Eier und lebte bis 6. VII. als Imago, also im ganzen 177 Tage, fast 6 Monate. Die Gesamtzahl ihrer Nachkommen betrug 222. 11. IV. das erste erwachsene Junge, hat sich in 81 Tagen entwickelt. 10. V. Dieses ♀ legte seine ersten Eier; der Cycclus von Ei zu Ei hatte sich in diesem Falle in 110 Tagen vollendet.

XX. *Nigra*. 2. IV. 6 weibliche Nymphen und ebensoviele ♀♀ in ein Flachglas 9 × 12 cm. 11. IV. Das Gespinst ist gemeinschaftlich. 7. V. An mehreren Stellen einzelne Eier. 9. VI. Junge Larven. 19. VI. Auf diesem engen Raum sind die Bereiche der Muttertiere nicht getrennt. Diese laufen in den Gespinstströhen aneinander vorbei.

#### Zusammenleben verschiedener Arten.

XXI. *Nigra* und *Ramburi*. Am 18. V. 16 *Nigra*-Larven mit einigen *Ramburi*-Larven zusammen in ein großes Flachglas. Hatten am 18. V. ein großes Gemeinschaftsnest und ein Einzelgespinst gemacht. Am 25. V. war letzteres verlassen. Es wurden noch 7 *Nigra*-Larven und Nymphen hinzugesetzt, die notwendig den Nestteil, wo die *Ramburi* sich zusammenzuhalten pflegten, passieren mußten. Begegneten sich zwei E. verschiedener Art (als ♂ Nymphen gut unterscheidbar), so gab es ein Stutzen und schließlich Zurückweichen eines Teiles. 27. V. Das Gespinst wird von beiden Arten gemeinschaftlich bewohnt und erweitert. 25. VI. Die *Nigra* sind zum größten Teil erwachsen und haben Familien gegründet. Eine *Ramburi*-Larve hat sich einen breiten, vorn und hinten abgeschlossenen Sack gemacht, um sich darin zu häuten.

#### Versuche: Verhalten zu untergeschobenen Eiern.

##### *Monotylota ramburi*.

XXII. Am 26. V. abends Eier und einige Junge (durch Gespinst verbunden) in ein Flachglas, dann ein fremdes brütendes ♀ hinzu. Am 27. morgens hatte die E.

sich ein Gespinst durch Erweiterung des Eigespinstes hergestellt und befand sich bei den Eiern, machte aber bei Störung keinen Versuch, sie durch Fortschleppen zu retten. Am 29. zeigte sich, daß sie die fremden Eier im Gespinst verteilt hatte. Sie nahm sie fortan in Pflege. Bei Störungen verhielt sie sich auch später sehr kopflos und suchte ihr Heil in der Flucht.

XXIII. Am 13. V. wurden viele Eier in einem Gespinstknäuel an den Anfang der kurzen Röhre eines ♀ gebracht, das selbst nur erst wenige Eier gelegt hatte. Schon am Nachmittag desselben Tages war das Knäuel umspunnen und so in das Nest eingefügt; die Eier daraus waren sämtlich fortgetragen und den eigenen hinzugefügt.

XXIV. Beginn: 7. V. 1927.

a) Ein brütendes ♀ erhielt die Eier eines anderen, indem beide, das ♀ und die Eier (im Gespinst) umlogiert wurden. 9. V.: ♀ hatte eine neue Röhre angefertigt und Eier gelegt, um die fremden sich nicht gekümmert.

Am 10. V. wurde ein zweites ♀ hinzugesetzt nebst den eigenen Eiern desselben, die in unmittelbare Nähe der verlassenen Eier gebracht wurden. Am 11. V. war an dieser Stelle ein Gespinst hergestellt, die Eier umspunnen, aber in ihrer Lage belassen. Bei Belichtung dachte dieses ♀ nur an seinen eigenen Schutz, während im allgemeinen die Brutpflegenden ♀♀ sich selbst durch die zum Photographieren des Nestes nötige Lichtstärke nicht abschrecken lassen, die Eier fortzuschleppen. Am 13. waren sämtliche Eier, zusammen etwa 50 Stück, aus dem Gespinst herausgenommen und neu plaziert. 2 Junge.

Die beiden Mütter hatten ursprünglich getrennte Nestbezirke. Am 22. VI. aber wurde bemerkt, daß das ♀ II selbst in das Zentrum des Bezirks von ♀ I eindrang, ohne daß daraus ein Konflikt entstand. Am nächsten Tage saß ♀ I in Nest II.

b) Der Versuch begann wie der vorige. Das ♀ sammelte schon am selben Tage sämtliche Eier an einer passenden Stelle zusammen und hatte am 30. V. die ersten Jungen.

XXV. Am 25. V. wurde ein ♀ aus seinem Gespinst herausgetrieben und mit fremden Eiern und Jungen, die durch Gespinstfäden verbunden waren, in ein neues Glas gesetzt. Es kümmerte sich nicht um diese, sondern baute entfernt davon ein eigenes Nest. Der Eierhaufen wurde dann nahe herangeschoben an das neue Gespinst, aber auch dann blieben die Eier unbeachtet.

#### Versuch: Dislokation der eigenen Eier.

XXVI. Am 7. V. erhielt ein ♀ in einem neuen Glas die eigenen Eier (11 Stück) indem diese aus dem Gespinst herausgenommen und im Glas verstreut wurden teils einzeln, teils durch einige Fäden verbunden. Am 9. V. hatte es ein Gespinst angefertigt und neue Eier gelegt, die alten, obwohl sie zum Teil nahebei lagen, nicht beachtet.

<i>Ptilocrembia roepkei</i>	. . . . .	S. 405, 422.
<i>Rhagadochir vosseleri</i>	. . . . .	S. 406, Abb. 1.
<i>Monotylota ramburi</i>	. . . . .	S. 407, 423 ff., 429 ff., 439 ff., Abb. 2, 10, 11, 12, 13.
„ <i>biroi</i>	. . . . .	S. 409.
<i>Embia mauritanica</i>	. . . . .	S. 422, 426, Abb. 2.
<i>Haploembia solieri</i>	. . . . .	S. 409, 423 ff., 431, Abb. 11.
<i>Aposthonia vosseleri</i>	. . . . .	S. 409, 421, 427, Abb. 3, 8.
<i>Oligotoma insularis</i>	. . . . .	S. 413
„ <i>latreillei</i>	. . . . .	S. 413.
„ <i>saundersi</i>	. . . . .	S. 414, 427, Abb. 3, 8.
„ <i>nigra</i>	. . . . .	S. 414, 428 ff., 439 ff., Abb. 4, 8, 9, 11, 13.
„ <i>greeniana</i>	. . . . .	S. 428, Abb. 8.
„ <i>michaeli</i>	. . . . .	S. 415, Abb. 5.
„ <i>minuscule</i>	. . . . .	S. 420.
„ <i>ruficollis</i>	. . . . .	S. 417, Abb. 6.
<i>Diradius pusillus</i> n. g. n. sp.	. . . . .	S. 419, Abb. 7.

# Systematische und tiergeographische Untersuchungen über die Landschneckenfauna des Bismarck-Archipels. I.

Auf Grund der Sammlungen  
von Pater J. SCHNEIDER und Dr. A. BÜHLER.

Von  
Ilse Rensch, Berlin.

Mit 1 Karte und 14 Abbildungen im Text.

## Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung . . . . .	445
II. Landpulmonaten. Pleurodontidae . . . . .	448
1. Rassenkreis <i>Papuina lambei</i> (Pfr.) . . . . .	448
2. <i>Papuina suprapicta</i> Fulton . . . . .	452
3. Rassenkreis <i>Papuina phaeostoma</i> (Martens) . . . . .	453
4. <i>Papuina coniformis</i> (Fér.) . . . . .	459
5. <i>Papuina chancei</i> (Cox) . . . . .	460
6. <i>Papuina josephi</i> I. Rensch . . . . .	463
7. <i>Papuina hindei</i> (Cox) . . . . .	464
8. <i>Papuina novaepommeraniae</i> I. u. B. Rensch . . . . .	466
9. <i>Papuina pulcherrima</i> I. Rensch . . . . .	468
10. Rassenkreis <i>Papuina fergusonii</i> (H. Adams) . . . . .	469
11. Rassenkreis <i>Papuina wiegmanni</i> (Mrts.) . . . . .	471
12. <i>Papuina tayloriana septentrionalis</i> I. u. B. Rensch . . . . .	476
13. <i>Papuina pudica</i> (Pfr.) . . . . .	478
14. Rassenkreis <i>Papuina (Megalacron) novaеgeorgiensis</i> (Cox) . . . . .	478
15. <i>Papuina (Megalacron) klaarwateri</i> I. Rensch . . . . .	480
16. <i>Papuina (Megalacron) globula</i> I. Rensch . . . . .	480
17. <i>Papuina (Megalacron) bühleri</i> I. Rensch . . . . .	482
18. <i>Papuina alfredi</i> (Cox) . . . . .	482
19. Rassenkreis <i>Papuina (Rhytidoconcha) inquirenda</i> I. Rensch . . . . .	482
III. Zur Systematik und Tiergeographie der Gattung <i>Papuina</i> . . . . .	484

## I. Einleitung.

Die Landmollusken des Bismarck-Archipels waren bisher noch sehr ungenügend bekannt. In den letzten Jahren brachte nun aber Pater JOSEF SCHNEIDER auf Neu-Pommern und einigen Nachbarinseln große Schneckensammlungen zusammen, die er freundlicherweise dem Ber-



liner Museum zur Verfügung stellte. Er ging dabei auf alle speziellen Wünsche der Bearbeiterin bereitwillig ein, so daß nun die meisten Formen in großen Serien von vielen Fundorten vorliegen. Auf dieser Grundlage wird es jetzt möglich, die Landschneckenfauna des Bismarck-Archipels völlig neu darzustellen und dabei auch tiergeographische Resultate zu erhalten. Herrn Pater SCHNEIDER sei deshalb auch an dieser Stelle der verbindlichste Dank für sein sorgfältiges und verständnisvolles Sammeln ausgesprochen. Unterstützt wurde Pater SCHNEIDER auch noch durch einige Patres, die in anderen Gebieten des Archipels Schneckenausbeuten zusammenbrachten. Es waren dies vor allem Pater OTTO MEYER, Pater BERNHARD VAN KLAARWATER und Pater KARL NEUHAUS. Auch ihnen sei vielmals für ihre Mühen gedankt.

Das vorliegende Material wurde in glücklicher Weise ergänzt durch die Sammeltätigkeit Herrn Dr. A. BÜHLERS (Basel), der gelegentlich einer ethnologischen Expedition nach Neu-Mecklenburg und den Admiralitätsinseln große Serien von Landschnecken zusammenbrachte, die mir durch freundliche Vermittlung der Herren Dr. G. BOLLINGER (Basel) und Dr. J. ROUX (Basel) zur Bearbeitung zur Verfügung gestellt wurden. Schließlich lagen mir auch noch einige Schneckenformen vor, die Herr Dr. H. HEDIGER (Basel) auf Neu-Pommern sammelte. Auch allen diesen Herren sei der beste Dank ausgesprochen.

Bei der systematischen Bearbeitung war ich bemüht, durch Anwendung des Prinzips geographischer Rassenkreise<sup>1)</sup> eine gänzlich neue Ordnung der Formenfülle durchzuführen und die Ergebnisse dabei soweit als möglich durch anatomische Untersuchungen zu stützen. Nur die auf diesem Wege gewonnenen natürlichen Einheiten (Arten, Rassenkreise, Artenkreise) machen es möglich, exakte Schlußfolgerungen für die Tiergeographie und damit auch für die Palaeogeographie zu ziehen.

Der vorliegende 1. Teil enthält nur erst die für das melanesisch-papuasische Gebiet so charakteristische Gattung *Papuina*. Der 2. Teil wird die übrigen Landpulmonaten bringen, der 3. Teil die Landprosobranchier und der 4. Teil schließlich die zoogeographischen Resultate. — Einige systematische Ergebnisse sind bereits als vorläufige Mitteilungen erschienen<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Vgl. B. RENSCH, Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien. 116 pp. Leipzig 1934.

<sup>2)</sup> Zool. Anz. 80, S. 75–86, 1929; 85, S. 49–52, 1929; 92, S. 225–234, 1930; 95, S. 186–194, 1931; 98, S. 27–36, 1932; 102, S. 313–319, 1933.



Die Bearbeitung war in ihrer umfassenden Form schließlich auch nur dadurch möglich, daß mir von verschiedenen Formen Vergleichsmaterial aus anderen Museen bereitwilligst zur Verfügung gestellt wurde. Für Zusendungen dieser Art danke ich besonders den Herren Dr. F. HAAS, Frankfurt a. M., Professor Dr. E. DEGNER, Hamburg, Dr. ADENSAMER, Wien, Dr. G. C. ROBSON, London, Dr. CH. BAYER, Leiden, Fräulein Dr. T. VAN BENTHEM-JUTTING und Dr. H. ENGEL, Amsterdam. Ich verglich außerdem persönlich das einschlägige Material in den Zoologischen Museen zu Wien, London, Leiden, Amsterdam, Budapest, Genua und Paris, wo ich überall in liebenswürdiger Weise von den Verwaltern der betreffenden Abteilungen unterstützt wurde.

## II. Landpulmonaten.

### Pleurodontidae.

#### 1. Rassenkreis *Papuina lambei* (Pfr.).

Das reichhaltige Material (185 Exemplare), das von Pater SCHNEIDER, Pater MEYER, Pater NEUHAUS und von Dr. BÜHLER, Basel, von den verschiedensten Stellen des Bismarck-Archipels gesammelt wurde, ermöglicht mir jetzt, *Papuina lambei* (Pfr.) unter Einbeziehung von *P. tabarensis* I. Rensch und *P. dunckeri* Leschke zu einem Rassenkreis zu erweitern. Ergänzen konnte ich das Material noch durch Stücke, die mir aus der Sammlung des Senckenberg-Museums, Frankfurt, freundlichst ausgeliehen wurden.

Irrtümlicherweise wurde die Nominatform *P. lambei* von L. PFEIFFER von den Admiralitätsinseln beschrieben, wo sie bisher nicht wieder gefunden wurde. Paratypen, die mir vorliegen, stimmen in Form und Zeichnung am besten mit den Exemplaren überein, die Pater SCHNEIDER auf Neu-Pommern gesammelt hat. Ich möchte deshalb als Terra typica für *P. lambei* die Gazelle-Halbinsel auf Neu-Pommern festlegen.

Eine Serie von Mittel-Neumecklenburg (Namatanai) ist im Durchschnitt höher als die von Neu-Pommern. Aber da mir von Neu-Pommern nur 6 Exemplare zur Verfügung stehen, möchte ich vorläufig von einer Benennung der Neu-Mecklenburg-Form absehen. Dagegen möchte ich eine Serie von Vuatom (nördlich der Gazelle-Halbinsel) auf Grund der geringeren Maße als neue geographische Rasse beschreiben. Eine auf Neu-Lauenburg gesammelte Serie von 8 Exemplaren hat die durchschnittlichen Maße der Nominatrasse. Eindeutige geographische Rassen finden sich dann vor allem auf den kleinen Inseln

nordöstlich, östlich und südöstlich von Neu-Mecklenburg. — In der Literatur wie auch in den Sammlungen findet man häufig *lambei*-Exemplare mit dem Fundort „Salomonen“ (bzw. Bougainville, Neu-Georgien). Da mir aber kein Material mit authentischen Fundortsangaben von dort vorliegt, möchte ich die Salomonen als Fundort für *P. lambei* vorläufig noch in Frage stellen.

Anatomisch konnte ich von diesem Rassenkreis nur die Rassen von Vuatom und von St. Matthias untersuchen. Bei beiden Rassen sind

die Genitalien ohne jedes Anhangsorgan. Beachtenswert ist das im hinteren Abschnitt besonders stark verdickte Vas deferens. Der Gang des Receptaculum seminis ist ziemlich dick, die Bursa klein und kugelig (Abb. 1).

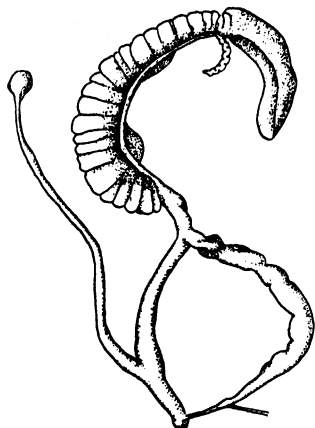


Abb. 1. Genitalien von *Papuina lambei vuatomensis* I. Rensch.

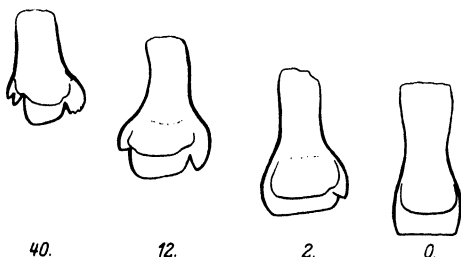


Abb. 2. Radula von *Papuina lambei dunckeri* Leschke.

Die Radula besteht aus ca. 100–110 Querreihen und jede halbe Querreihe zählt im mittleren Abschnitt der Radula ca. 40–44 Zähne. Der mittlere Zahn ist spatelförmig. Es folgen darauf 2–4 Zähne, die einen Mesokonus und einen kleinen Entokonus haben. Bei den übrigen Zähnen kommt dann noch ein Ektokonus hinzu. Bei den 2 bis 3 letzten Randzähnen können Ento- wie Ektokonus noch gezähnelst sein (Abb. 2).

### 1a. *Papuina lambei lambei* (Pfr.).

*Helix lambei* L. Pfeiffer, Malak. Blätter, 3, p. 239, 1856. (Terra typica: Neu-Pommern, Gazelle-Halbinsel s. o.).

Verbreitung: Neu-Pommern, Neu-Lauenburg, Neu-Mecklenburg.

Die 19 Exemplare von Mittel-Neu-Mecklenburg (Namatanai) unterscheiden sich von den 5 Exemplaren von Neu-Pommern und 8 Exemplaren von Neu-Lauenburg durch ihre relativ größere Höhe. Die durchschnittliche Höhe der Neu-Mecklenburg-Exemplare beträgt 20,7 mm = 78% des Durchmessers, während die Neu-Pommern-Stücke eine

durchschnittliche Höhe von  $19,7 = 72\%$  des Durchmessers haben. Sollten größere Serien von Neu-Pommern diesen Größenunterschied konstant zeigen, wäre die Rasse von Neu-Mecklenburg zu benennen.

1b. *Papuina lambei vuatomensis* nov.

Diagnose. 17 Exemplare von Reber auf Vuatom (von Pater MEYER gesammelt) fallen durch ihre bedeutend geringeren Maße auf. Die Höhe beträgt 15,5–18,3 mm, durchschn. 17,1 mm, der Durchm. 22,2–25 mm, durchschn. 23,5 mm. Die Exemplare von Neu-Pommern dagegen haben eine durchschnittliche Höhe von 19,7 mm, einen durchschnittlichen Durchmesser von 26,6 mm. Nur 1 Exemplar von Neu-Lauenburg zeigt auch so geringe Maße wie die Vuatom-Serie. In der allgemeinen Form unterscheidet sich die Serie nicht von den Neu-Pommern-Stücken; auch Färbung und Zeichnung sind nicht wesentlich unterschieden. Bei keinem Stück ist eine Zickzack-Zeichnung ausgeprägt. Entweder laufen ober- wie unterseits nur unklare braune Bänder, oder es treten noch verstreut braune Flecken hinzu, die wohl als Reste der Zickzack-Zeichnung aufzufassen sind. Ich halte es für nötig, auf Grund der obenerwähnten Unterschiede die Serie von Vuatom als neue geographische Rasse abzutrennen.

Typus im Zoologischen Museum Berlin (Höhe 16,9 mm, Durchm. 23,4 mm).

1c. *Papuina lambei tabarensis* I. Rensch.

*Papuina tabarensis* I. Rensch, Zool. Anz. 102, p. 316, fig. 4, 1933. (Terra typica: Tabar, kleine Insel östlich von Neu-Mecklenburg.)

Bei der Beschreibung der Form hatte ich die Ähnlichkeit mit *P. lambei* für eine Konvergenzerscheinung gehalten, aber die Auffindung von Zwischenformen (*P. l. lihirensis*) zeigt nun einwandfrei, daß es sich um eine geographische Rasse handelt, die durch ihre flache Form, sehr feine Zeichnung und den dunklen Mundsaum charakterisiert ist. Die Höhe beträgt 60% des Durchmessers.

1d. *Papuina lambei lihirensis* nov.

Diagnose. 7 Exemplare, gesammelt von Pater MEYER auf Lihir, sind relativ flach wie die Nominatform, aber bedeutend größer. Die Feinheit und Anordnung der Zeichnung, die ungezeichnete hellgelbe, durch zwei braune schmale Bänder begrenzte Partie ober- und unterhalb des Kiels, lassen deutlich den Übergang zu *P. l. tabarensis* erkennen. Der Mundsaum ist indes weiß. 2 Stücke von der Nachbarinsel Massait

möchte ich, obwohl sie beide kleiner sind als die Formen von Lihir, nicht abtrennen, da sie in der Zeichnung mit diesen gut übereinstimmen. — Höhe 18,7 bis 21,6 mm, durchschn. 19,7 mm; Durchm. 27,6–32,9 mm, durchschn. 30,3 mm.

Typus im Zoologischen Museum Berlin (Höhe 19 mm, Durchm. 30,1 mm).

1e. *Papuina lambei mahurensis* nov.

Diagnose. Diese Rasse begründe ich auf drei Exemplare, die von WOLF während der Hanseatischen Südsee-Expedition auf Mahur, einer kleinen Insel nördlich von Lihir, gesammelt wurden. Sie ist von allen übrigen *lambei*-Rassen deutlich unterschieden durch ihre Dick-schaligkeit und die eigentümlich blasse Zeichnung. Der letzte Umgang ist cremefarben blaßbräunlich und besitzt einige ungleichmäßige Flecke. Unter der Peripherie befindet sich ein braunes Band. — Höhe 16,8, 17,7, 17,7 mm, Durchm. 25, 24,5, 24 mm.

Typus im Senckenberg-Museum in Frankfurt a. M. (Höhe 16,8 mm).

1f. *Papuina lambei anirensis* nov.

Diagnose. Auf der Vulkaninsel Anir, südöstlich von Neu-Mecklen-burg, die auch von der Hanseatischen Südsee-Expedition 1909 besucht wurde, hat sich eine Rasse ausgebildet, die durch die gleichartige Aus-prägung der vier mir vorliegenden Stücke deutlich wird. Die Zickzack-Zeichnung, fast so fein wie bei den *tabarensis*-Stücken, ist aber fast farblos hyalin, nur das braune Band ober- und unterhalb des Kiels ist kräftig gefärbt und kontrastiert zu der weißlichen Grundfarbe der Schale. Größe und Form entspricht der Nominatrasse. — Höhe 18,5 bis 20,9 mm, Durchm. 25,5–29 mm.

Typus im Senckenberg-Museum in Frankfurt a. M. (Höhe 20,9, Durchm. 29 mm).

1g. *Papuina lambei dunckeri* Leschke.

*Papuina dunckeri* Leschke, Mitt. Nat. Mus. Hamburg 1912, p. 105, fig. 7. (Terra typica: St. Matthias.)

*Papuina lambei maththiae* C. R. Boettger, Abhandl. Senck. Naturf. Ges. 36, p. 294, Taf. 23, Fig. 18a–c, 1918. — Vgl. auch Senckenbergiana 9, p. 87, 1927.

Verbreitung: St. Matthias und Insel Lambussu (kleine Insel süd-östlich der Hauptgruppe der Admiralitätsinseln).

Schon C. R. BOETTGER (l. c.) erkannte, daß *P. dunckeri* eine Rasse von *P. lambei* auf St. Matthias darstelle. *P. dunckeri* fehlt die braune Zickzack-Zeichnung der Nominatrasse. *P. dunckeri* hat, wie auch

LESCHKE angibt, entweder nur unterseits ein schmales braunes Band oder ober- und unterseits ein breites braunes Band. Von Dr. BÜHLER wurde nun eine Serie von 66 Stücken auf St. Matthias gesammelt, die sämtlich ungebändert sind. Sie sind von hell elfenbeinfarben bis dunkel strohgelb gefärbt und entsprechen vollständig *P. lambei matthiae* C. Bttg., die auf einer kleinen Insel bei St. Matthias vorkommen soll, und die nach Meinung von BOETTGER näher zur Nominatrasse als zu *P. dunckeri* steht. An Hand des reichhaltigen mir vorliegenden Materials halte ich aber *P. lambei matthiae* für dasselbe wie *P. lambei dunckeri*.

Ebenso möchte ich *P. enaiensis* Leschke (l. c. 1912, p. 106, fig. 8), die mir in einer Serie von 47 Stück (leg. EICHHORN) von St. Matthias vorliegt, in diesen Rassenkreis mit einbeziehen. Ob *P. lambei enaiensis* evtl. sogar nur ein Synonym zu *P. l. dunckeri* darstellt, möchte ich noch nicht endgültig behaupten. Jedenfalls hat diese Serie vorwiegend Schalen mit abgeflachten glatten Umgängen ohne Nahtvertiefung und einer braunen Bänderung ober- und unterseits, wie es LESCHKE abbildet. Einige Stücke sind aber gewölbt, haben eine tiefere Naht und haben nur unterseits ein Band (= *dunckeri*) oder sind auch vollkommen ungebändert (= *lambei matthiae*). Es wäre also möglich, daß auf St. Matthias sich zwei geographische Rassen ausgebildet haben, da auch LESCHKE für *dunckeri* und *enaiensis* zwei entgegengesetzt gelegene Fundorte auf St. Matthias angibt. Die mir vorliegenden beiden Serien sind leider nicht genau lokalisiert. — Interessant sind auch die Unterschiede in den Maßen beider Serien: *P. lambei dunckeri* Höhe 15,8 bis 20,8 mm, durchschn. 18,2 mm, Durchm. 22,3–30 mm = 25,9 mm durchschnittlich. Die Höhe beträgt 63–70% des Durchmessers. (Typ von *dunckeri* Höhe 19–21,2 mm, Durchm. 27,5–29 mm; Typ von *lambei matthiae* Höhe 18 mm, Durchm. 28 mm). *P. lambei enaiensis* Höhe 16,2 bis 21,8 mm, durchschn. 17,8 mm, Durchm. 26,5–30,3 mm, durchschn. 28,4 mm. Die Höhe beträgt 55–66% des Durchmessers (ein extremes Stück hat 80%).

## 2. *Papuina suprapicta* Fulton.

*Papuina suprapicta* Fulton, Journ. of Malac. 12, p. 23, Pl. VI, fig. 7a, 7b, 1905. (Terra typica: Neu-Mecklenburg.)

*Papuina complanata* Gude, Proc. Mal. Soc. 7, p. 234, Pl. XXI, fig. 12, 1907.

*Papuina suprapicta*, mit dem Synonym *Papuina complanata* Gude, ist vielleicht auch als eine geographische Rasse des *Papuina lambei*-Rassenkreises anzusehen. *P. suprapicta* entspricht *P. lambei dunckeri* in der kegelförmigen Gesamtform. Die Maße liegen in der Variations-

breite von *lambei dunckeri* (Höhe 18 mm, Durchm. 19 mm bei  $4\frac{1}{2}$  Umgängen [Typus]). Der Paratypus im Berliner Museum hat eine Höhe von 26 mm und einen Durchm. von 24 mm. Von den mir vorliegenden *lambei dunckeri*-Serien ist der Paratyp in der Hauptsache durch die abweichende Färbung (braunes Periostracum auf den Umgängen), fehlende Bandzeichnung und den stärker nach oben aufgeschlagenen Mundsaum unterschieden.

Verbreitung: Neu-Mecklenburg.

### 3. Rassenkreis *Papuina phaeostoma* Martens.

An die von Neu-Hannover beschriebene *Papuina phaeostoma* schließen sich auf Neu-Mecklenburg verschiedene Formen an, die als geographische Rassen aufgefaßt werden können. Drei davon möchte ich auf Grund der großen Serien benennen, die Dr. BÜHLER von verschiedenen Fundorten auf Neu-Mecklenburg sammelte. Besonders interessant ist bei den einzelnen Rassen der gegenseitige Anschluß in der Variationsbreite: die extremen Stücke einer Rasse bilden immer die Bindeglieder zu der Nachbar rasse oder gleichen vollkommen einem Stück der Nachbarrasse. *Papuina humilis* Fulton (*P. spadicea* Fulton stellt höchstwahrscheinlich ein Synonym von *P. humilis* dar) halte ich für eine weitere Rasse von *P. phaeostoma*. Doch fehlt mir genügend Material mit genauem Fundort, um die geographische Umgrenzung dieser Rasse endgültig festzulegen. Als eine weitere, aber schärfer spezialisierte Rasse dieses Rassenkreises kann *P. admiralitatis* J. Rensch von den Admiralitätsinseln mit einbezogen werden.

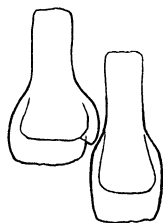


Abb. 3. Mittelzähne der Radula von *Papuina phaeostoma admiralitatis* J. Rensch.

Von einer Rasse von Neu-Mecklenburg wie auch von *P. admiralitatis* konnte ich Radula und Genitalien untersuchen. Die Genitalien von *P. phaeostoma* zeigen keine Unterschiede zu denen von *P. lambei dunckeri*, während die von *P. admiralitatis* etwas abweichen. Der Penis ist bei letzterer Form etwas länger und der Retraktormuskel setzt weiter hinten an, als bei *P. l. dunckeri*. Der hintere aufgetriebene Teil des Vas deferens ist kürzer und nicht so dick.

Die Radula-Zähne der Nominatrasse (untersucht an Exemplaren, die MARTENS bei der Beschreibung dieser Art vorgelegen haben) wie auch die der *admiralitatis*-Rasse stimmen im allgemeinen mit denen von *P. lambei dunckeri* Leschke überein. Bei *admiralitatis* sind die einzelnen Zähne schmal (Abb. 3), bei der Nominatrasse vielleicht etwas



breiter, verglichen ungefähr im gleichen Abschnitt der Radula (zu beachten ist aber dabei die verschiedene Breite und Höhe am Vorder- und Hinterende der Radula). Zahnformeln: Nominatrasse M — 11 — 31 — 3: *P. phaeostoma admiralitatis* M — 5 — 41 — 1.

3a. *Papuina phaeostoma phaeostoma* (Mrts.) (Abb. 4).

*Helix (Papuina) phaeostoma* Martens, Monatsberichte Akad. Wiss. Berlin 1877, p. 276, T. 1, fig. 10, 11. (Terra typica: Neu-Hannover.)

Verbreitung: Neu-Hannover, Insel Kung (kleine Insel nördlich Neu-Hannover vorgelagert).

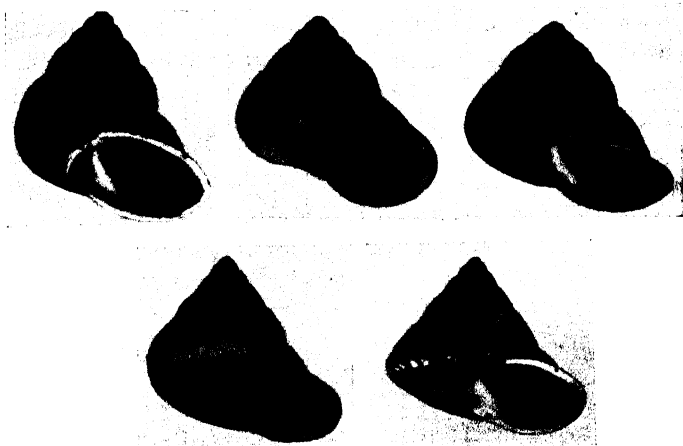


Abb. 4. Rassen von *Papuina phaeostoma* (Mrts.). Obere Reihe von links nach rechts: *P. ph. medinensis*, *P. ph. lamassongensis*, *P. ph. kandanensis*; untere Reihe: *P. ph. phaeostoma* (Typus), *P. ph. admiralitatis* (Typus).

17 Exemplare von Umbukul auf Neu-Hannover (BÜHLER leg.) unterscheiden sich einheitlich von dem mir vorliegenden Typus durch eine gleichmäßigere derbere Zickzack-Zeichnung, die über die ganze Schale geht, ohne die abgestumpfte Kielpartie freizulassen, wie das bei dem Typ der Fall ist. Die Grundfarbe variiert von weißlich bis bräunlichgelb. Auch sind die Stücke durchschnittlich größer als der Typ. Nach MARTENS mißt der Typ: Höhe 25 mm, Durchm. 28 mm (ich messe Höhe 25,7 mm, Durchm. 26,8 mm). Die Stücke von Umbukul haben eine Höhe von 26,3–31,2 mm, durchschn. 29,3 mm, einen Durchmesser von 27–30 mm, durchschn. 28,5 mm. Es beträgt die Höhe bei diesen Stücken 95–108% des Durchmessers. Drei Stücke von der Insel Kung, nördlich Neu-Hannover vorgelagert, sind auch wie der

Typ etwas kleiner als die Serie von Umbukul und sind variabel in der Zeichnung (vgl. H. ROLLE, Nachrichtenblatt Dtsch. Malakozool. Ges. 34, 1902, p. 212).

3b. *Papuina phaeostoma medinensis* nov. (Abb. 4).

Diagnose. Von 51 Exemplaren von Medina an der Nordostküste von Neu-Mecklenburg (BÜHLER leg.) hat kein Stück eine so helle Grundfarbe wie der Typ der Nominatrasse. Die Serie variiert von cremefarben bis rötlich-bräunlich. Der Apex ist gewöhnlich heller gefärbt. Die Zickzack-Zeichnung ist z. T. so deutlich wie bei der Serie der Nominatrasse von Umbukul von Neu-Hannover, nur ist sie noch dunkler, bisweilen schwarzbraun. Bei den Stücken mit der hellen Grundfarbe dagegen ist die Zeichnung teils unklar verwischt, teils auf der Oberseite verschwunden, aber dann in der Innenseite der Schale noch sichtbar. Die Maße sind etwas geringer als bei der Serie von Umbukul von Neu-Hannover: Höhe 24–29,1 mm = 26,8 mm durchschnittlich, Durchm. 24–29,3 mm, 26,9 mm durchschnittlich. Das Verhältnis von Höhe zu Durchmesser beträgt 92–107%.

Typus im Naturhistorischen Museum zu Basel (Höhe 28,4 mm, Durchm. 25,4 mm).

3c. *Papuina phaeostoma lamassongensis* nov. (Abb. 4).

Diagnose. 88 Exemplare von Fatmilak, etwas südlicher an der Ostküste als Medina gelegen, unterscheiden sich von der Nachbarrasse *medinensis* in der Hauptsache durch die abweichende Färbung. Nur wenige Exemplare (21%) sind gelblich cremefarben wie die hellsten Exemplare der *medinensis*-Rasse. Die Zickzack-Zeichnung ist bei diesen Stücken vorhanden, aber z. T. verschwommen und undeutlich. 26% der Serie haben eine weißlich gelbe Grundfarbe mit ganz schwacher Zickzack-Zeichnung, z. T. sind nur noch Rudimente von braunen Flecken vorhanden, die in der Innenseite der Schale deutlicher sind als auf der Oberseite. 52% sind ganz weiß ohne jede Zeichnung. — Die Maße sind durchschnittlich dieselben wie die der *medinensis*-Rasse. Die Höhe beträgt 24,1–31,8 mm, durchschnittlich 27,8 mm, der Durchmesser 23,7–30,3 mm, durchschnittlich 27,3 mm. Die Höhe ist 89–110% des Durchmessers.

14 Exemplare von Lamassong noch weiter südlich von Fatmilak sind nun vollkommen weiß (die ersten Umgänge cremefarben). Auch sind die Exemplare hier im Durchschnitt flacher. Die Höhe beträgt nur 94–102% des Durchmessers. Ich möchte den Typus der Rasse *lamas-*

*songensis*, zu der ich die Serien von Fatmilak und Lamassong rechne, aus der Serie des letztgenannten Fundortes nehmen.

Typus im Naturhistorischen Museum in Basel (Höhe 25,5 mm, Durchmesser 26,5 mm).

3d. *Papuina phaeostoma kandanensis* nov. (Abb. 4).

Diagnose. 13 Exemplare von Kandan südlich von Lamassong an der Ostseite Neu-Mecklenburgs sind ebenfalls von der Nominatrasse auffällig unterschieden. Während die Rassen *medinensis* und *lamassongensis* sich untereinander und von der Nominatrasse nicht wesentlich unterscheiden (sie haben im allgemeinen die hohe schlanke kegelige Form mit gewölbten Umgängen und tiefliegender Naht), hat die Rasse von Kandan eine stumpfe Kegelform mit niedergedrücktem Apex und schwächer gewölbten Umgängen. Alle Exemplare von Kandan haben einen besonders breiten aufgeschlagenen Mundsaum, der dunkelbraun gefärbt ist und einen weißen Saum hat. Außerdem sind 4 Exemplare vollkommen schwarzbraun gefärbt mit blaßbraunem Apex, ohne jede Zeichnung, nur mit einem weißlich durchschimmernden Band auf dem stumpfen Kiel. Weitere 4 Stücke zeigen unter- wie oberseits eine schwache Andeutung einer Zickzack-Zeichnung, während die übrigen 5 Stücke eine deutliche Zickzack-Zeichnung haben, die insofern sich von der übrigen Rassen unterscheidet, als immer die abgestumpfte Kielpartie weißlich hervortritt. Diese Kielpartie ist ober- wie unterseits von schmalen braunen Linien begrenzt. Es erinnert die Art der Zeichnung an die der Rassen von *P. lambei*, die auf Tabar, Lihir und Massait vorkommen. — Die relativ geringere Höhe ist aus folgenden Zahlen ersichtlich: Höhe 24,1–28 mm, durchschn. 26,2 mm, Durchm. 26,8–30 mm, durchschn. 28,1 mm. Die Höhe beträgt also 86–100% des Durchmessers.

Typus im Naturhistorischen Museum in Basel (Höhe 24,5, Durchm. 27,2 mm).

Zu erwähnen ist zum Schluß noch eine kleine Serie von 4 Exemplaren von Lamassong, gesammelt von der Deutschen Marine-Expedition. 2 Exemplare stehen der Nominatrasse wie auch der Rasse *lamassongensis* nahe, 1 schwarzgefärbtes Stück ähnelt der Rasse *kandanensis* und 1 Exemplar entspricht etwa einem mir vorliegendem Stück von *P. spadicea* Fulton (vgl. *P. humilis* Fult.). Die Maße aller vier Stücke sind aber relativ einheitlich geringer als bei den übrigen erwähnten Rassen.

3e. *Papuina phaeostoma admiralitatis* I. Rensch (Abb. 4).*Papuina admiralitatis* I. Rensch, Zool. Anz. 95, p. 188, 1931.

13 Exemplare von N. W. Manus, 1 Exemplar von Tungon, Admiraltätsinseln. — Auf Grund dieser von BÜHLER gesammelten Serien möchte ich *P. admiralitatis* als scharf spezialisierte Rasse von *P. phaeostoma* bezeichnen. Schon in der Diagnose hatte ich auf die Ähnlichkeit dieser Art zu *P. phaeostoma* und auch zu *P. gaberti* Less. hingewiesen. Da mir aber von *P. gaberti* kein Material mit einwandfreien Fundortsangaben vorliegt, so daß ich die geographische Verbreitung von *P. gaberti* gar nicht beurteilen kann, möchte ich die Beziehungen dieser Formen zu *P. gaberti* vorläufig noch unberücksichtigt lassen. Bei der Beschreibung von *P. admiralitatis* lagen mir drei Exemplare vor. 13 Exemplare, die von Dr. BÜHLER mitgebracht wurden, unterscheiden sich nicht wesentlich von diesen Stücken. Allen diesen Exemplaren fehlt aber die dunkelviolette Färbung des Apex. Bei 7 Stücken ist er als rosaviolett zu bezeichnen, während die übrigen Schalen einen gelblich gefärbten Apex haben. Die breite zahnartige Leiste am Collumellarrand, die ich in der Diagnose als Unterschied zu *P. gaberti* anführte, ist bei der mir vorliegenden Serie nur bei einigen Stücken vorhanden, sonst fehlt sie. Von der Nominatrasse ist *admiralitatis* durch die Form unterschieden: die Kielpartie ist deutlich stumpfkantig, nie abgerundet wie bei *phaeostoma*, ebenso sind die Umgänge wie die Unterseite abgeflacht. Der Mundsäum ist sehr breit und im Gegensatz zu dem der *kandanensis*-Rasse mehr nach oben hin aufgeschlagen. Die Zickzack-Zeichnung ist sehr deutlich und geht über die Kielpartie hinweg. Bei der Serie von Tungon ist die Zeichnung nicht so dicht angeordnet wie beim Typus. — Höhe 21,6–24,7 mm, durchschn. 23,1 mm; Durchm. 23–27,7 mm, durchschn. 25,0 mm.

3f. *Papuina (phaeostoma) gaberti* Less.*H. (pileolus) gaberti* Lesson, Voy. de la Coquille, Zool. II, p. 314, 1830.

Ob *P. gaberti* Less. in diesen Rassenkreis einzubeziehen ist, ist vorläufig noch nicht zu übersehen, da die Verbreitung noch gänzlich unklar ist. *P. gaberti* ist von Holländisch-Neuguinea beschrieben. Der Typus ist in Paris aber nicht auffindbar. Eine synonyme Form, *P. trochus* (Qu. & Gaim.) (in der Sammlung des Pariser Museums als *P. trochoides* bezeichnet), entspricht auch den als *P. gaberti* benannten Formen im Berliner Museum und im British Museum zu London. Diese Form hat aber als Terra typica Neu-Mecklenburg. Aber weder

Neuguinea noch Neu-Mecklenburg sind bisher durch exakt etikettierte Aufsammlungen bestätigt worden, und das gleiche gilt auch für die in der Literatur genannten Fundorte. Jedenfalls ist allen als *gaberti* bezeichneten Exemplaren mit den verschiedensten Fundortsbezeichnungen eine bestimmte Färbung eigentümlich: auf unklarer graugelblicher Grundfarbe liegt die rötlichbraune Zickzack-Zeichnung, die selten so klar umrissen ist wie bei *P. phaeostoma phaeostoma* (Mrts.). In der Form unterscheiden sich diese *gaberti*-Stücke von der Nominatrasse durch flachere Umgänge und kantigeren Kiel (sie ähneln in der Form etwa *P. phaeostoma admiralitatis*-Exemplaren).

Die Stücke sind relativ schlank. Die Höhe entspricht etwa der der Rasse *admiralitatis*, während der Durchmesser jedoch geringer ist als bei dieser.

### 3g. *Papuina (phaeostoma) spadicea* Fulton.

*Papuina spadicea* Fulton, Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 9, p. 318, 1902. (Terra typica: Neu-Mecklenburg.)

*Papuina spadicea*, die 1902 von FULTON ohne genauen Fundort von Neu-Mecklenburg beschrieben wurde, zeigt eine gewisse Ähnlichkeit zu den oben genannten *phaeostoma*-Rassen. Die Gesamtform paßt gut dazu, die  $5\frac{1}{2}$  Umgänge sind etwas gewölbter. Auf dem stumpfkantigen Kiel läuft ein weißliches Band entlang, das unterseits von einem bräunlichen Band begrenzt wird, welches nach der Mündung zu in braune Flecke aufgelöst ist, die wie Reste einer Zickzack-Zeichnung anmuten. Ich möchte glauben, daß *P. spadicea* eine geographische Rasse von *P. phaeostoma* darstellt, nur ist das Verbreitungsgebiet ohne genau etikettiertes Material vorläufig nicht festzulegen. Herr FULTON sandte mir liebenswürdiger Weise aus seiner Sammlung zwei Exemplare von *P. spadicea* mit dem Fundort Nusa (kleine Insel an der Nordküste Neu-Mecklenburgs) etikettiert. Denselben Fundort gibt FULTON auch als Terra typica für *P. humilis* an. Daß diese beiden ähnlichen Formen wirklich nebeneinander als zwei Arten auf der kleinen Insel vorkommen, halte ich für unwahrscheinlich. Es ist möglich, daß *P. humilis* auf der Insel Nusa *P. phaeostoma* geographisch vertritt und daß *P. spadicea* vielleicht eine Rasse des gegenüberliegenden Festlandes ist. — Höhe 24,9, 25,9, 22,4 mm, Durchmesser 27,1, 23,5, 24,3 mm.

### 3h. *Papuina (phaeostoma) humilis* Fulton.

*Papuina humilis* Fulton, Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 9, p. 317, 1902. (Terra typica: Nusa, Neu-Mecklenburg.)

Nach dem vorliegenden Material halte ich es für möglich, daß *P. humilis* auch eine geographische Rasse von *P. phaeostoma* darstellt. Sie hat

als Terra typica die kleine Insel Nusa im Norden Neu-Mecklenburgs. Die Mehrzahl der Stücke ist strohgelb gefärbt mit klarem weißen Mundsaum und weißem Mündungsinneren. Sie zeigen keine Spuren von dunkelbrauner Zeichnung. Bei einigen Exemplaren ist die einheitliche gelbe Färbung durch schwach angedeutete, weißliche, ungleichmäßige Bänder unterbrochen. Diese Exemplare ähneln besonders den *P. spadicea*-Stücken, und ich halte es für möglich, daß an größerem Material die Synonymik *P. spadicea* = *P. humilis* bestätigt werden kann (s. o.). — Höhe 20,2–22,3 mm, Durchm. 23,2–26,3 mm (7 Exemplare gemessen). Die Umgangszahl schwankt zwischen  $5\frac{1}{4}$  und  $5\frac{3}{4}$ .

#### 4. *Papuina coniformis* (Fér.).

*Helix coniformis* Fér., Prodrôme p. 47, no. 321 (nach MOQUIN-TANDON 1822). — Hist. nat. gén. et part. des Moll. terr. et fluv. p. 322, T. 10, fig. 1, 1820–51.

*Helix coniformis* Qu. & Gaim., Voy. Astrolabe II, p. 105, T. 8, fig. 15–17, 1832.

*Helix (pileolus) tuffetii* Lesson, Voy. de la Coquille, p. 313, T. 10, fig. 3, 1830.

Es ist merkwürdig, daß diese Form zu gleicher Zeit von zwei verschiedenen Autoren beschrieben und mit dem gleichen Namen belegt worden ist. Da mir nun aber die genauen Erscheinungsdaten des FÉRUSACSCHEN Prodrômes nicht bekannt sind (s. o.), wird noch zu untersuchen sein, ob nicht etwa der Autornamen QUOY u. GAIMARD anzuwenden ist. An der Identität beider Formen ist wegen der guten Beschreibungen und Abbildungen, und wegen der dicht benachbarten Fundorte (Port Praslin, Port Carteret an der Südspitze von Neu-Mecklenburg) nicht zu zweifeln. Herr Pater OTTO MEYER sammelte kürzlich eine adulte Schale bei Port Breton, auch an der Südspitze der Insel gelegen, so daß die Verbreitungsangaben also bestätigt sind.

Von L. PFEIFFER ist nun späterhin eine *H. flexilabris* beschrieben worden (Proc. Zool. Soc. 1856, p. 382), die im wesentlichen *P. coniformis* gleicht. Er gab dabei als Herkunftsgebiet die Admiralitätsinseln an. PILSBRY zog diesen Fundort bereits in Zweifel (Man. Conch. 7, p. 50, 1891) und nannte die Salomonen als wahrscheinliches Verbreitungsgebiet. Da mir bisher noch keine *flexilabris*-Exemplare mit exakten Fundorten von den Salomonen vorgelegen haben, möchte ich es offen lassen, ob *flexilabris* als geographische Salomonen-Rasse von *coniformis* anzusprechen ist oder ob auch PFEIFFERS *flexilabris* nur von Neu-Mecklenburg stammt, so daß sie also mit *coniformis* synonym wäre. Die letzte Annahme liegt besonders deshalb nahe, weil es wegen der Formenähnlichkeit nicht ausgeschlossen erscheint, daß *coniformis* späterhin dem *P. phaeostoma*-Rassenkreise angeschlossen werden könnte.

Es ist jedenfalls vom südlichen Neu-Mecklenburg noch keine *phaeostoma*-Rasse bekannt geworden.

Die von LESSON beschriebene *P. tuffetii* ist, wie schon FÉRUSAC angibt, eine dunkle individuelle Variante, die auch von Port Praslin beschrieben wurde und nicht von „Makakabat“, wie PILSBRY, l. c. p. 51 erwähnt. (Diese Bezeichnung ist, wie es deutlich aus der Originalbeschreibung hervorgeht, der Eingeborenen-Name für die Schnecke.) — Das Exemplar von Port Breton mißt: Höhe 24,8 mm, Durchmesser 22,8 mm ( $5\frac{1}{2}$  Umgänge).

### 5. *Papuina chancei* (Cox) (Abb. 5).

*Helix chancei* Cox, Proc. Zool. Soc. London 1870, p. 171, Pl. 16, fig. 5. (Terra typica: Ysabel Island, Salomonen.)

*Helix amphizona* Pilsbry, Man. of Conch. 7, p. 5, Pl. 8, fig. 52-54, 1891.

PILSBRY nimmt an (Man. of Conch. 8, p. 288, 1892), daß die Terra typica „Ysabel Island“ für *P. chancei* unkorrekt angegeben ist. Neu-Pommern und Neu-Mecklenburg sei das Verbreitungsgebiet dieser Art. Ich kann das an dem mir vorliegenden Material nur bestätigen. Es liegen mir von Neu-Pommern 171 Exemplare und von Neu-Mecklenburg 4 Exemplare vor. 4 Schalen wurden außerdem auf den Französischen Inseln gesammelt. Aber damit ist natürlich noch nicht gesagt, daß diese Art nicht doch auf den Salomonen vorkommt, besonders da OBERWIMMER 1908 von Bougainville eine Rasse *rechingeri* von *P. chancei* beschrieben hat. Die Merkmale dieser Rasse (aufgelagerte weiße Kalkflecke) treten allerdings auch bei mehreren von P. SCHNEIDER auf Neu-Pommern gesammelten Exemplaren auf. Also ist das Bestehen dieser Rasse in Frage gestellt. Vielleicht kann aber auch eine Fundortsverwechslung vorliegen, denn RECHINGER hat auf seinen Reisen auch auf Neu-Pommern gesammelt (zu beachten: von Bougainville wird aus RECHINGERS Ausbeute auch eine *Sulcobasis* erwähnt, die bisher ebenfalls nur von Neu-Pommern und Neu-Mecklenburg bekannt ist). PILSBRY schreibt weiter, daß Cox ein deformiertes Stück beschrieben und abgebildet hätte. Wenn man aber die enorme Variabilität der großen mir vorliegenden Serien dieser Art zugrunde legt, kann man den Coxschen Typus nicht als unnormale Variante ansprechen. Die großen Serien, die Pater SCHNEIDER gesammelt hat, zeigen die außerordentlich starke Variabilität in Form, Färbung und Maßen. Interessant ist dabei die Tatsache, daß bestimmte Varianten gewöhnlich in einzelnen Gebieten vorherrschen. So zeigt eine große Serie (82 Exemplare) von Karlei, an der Weiten Bucht gelegen, folgende Farbvarianten:

1. Ganz weiß bis auf eine kleine bräunliche Partie um den Nabel und hinter dem aufgeschlagenen Mundsaum = 11 Exemplare (bei 2 Exemplaren fehlt der bräunliche Strich hinter dem Mundsaum) (= var. *alba* Leschke, l. c. p. 101);

2. wie die vorigen, aber mit hellgelbem bis dunkelviolettem Apex = 18 Exemplare;

3. helleremefarben bis bräunlichgelb, Partie um den Nabel weißlich, bräunlicher Strich hinter dem aufgeschlagenen Mundsaum = 12 Exemplare;

4. wie Nr. 3, aber der Apex von bräunlich bis dunkelviolett gefärbt. Partie um den Nabel und Innenkante des Mundsaums dunkelbraun = 14 Exemplare;

5. mit ungleichmäßig breitem, weißlich-gelbem bis braunem oder fast schwarzbraunem Band ober- und unterseits, nur am stumpfkantigen Kiel wie an der Naht eine weiße Partie freilassend. Der Apex von blaßbräunlich bis dunkelbraunviolett gefärbt = 27 Exemplare.

Diese verschiedenen Farbvarianten finden sich auch an anderen Fundorten, doch tritt hier gelegentlich noch ein wichtiges Merkmal hinzu:

es können den Schalen weiße, braune oder braunschwarze Flecke aufgelagert sein. Die weißen Flecke ähneln den „diaphanous pattern“ von *Cochlostyla*, wie PILSBRY die Flecke bezeichnet, und wie sie OBERWIMMER zur Benennung der *chancei*-Rasse *rechingeri* geführt haben. (*Papuina ambrosia* (Angas) hat z. B. die Flecke auch.) Die meisten Exemplare, die am Kraterhuk, westlich der Weiten Bucht, gesammelt sind, haben weiße Kalkablagerungen, während die Exemplare der Jacquinotbucht auf heller Grundfarbe dunkelbraune Flecken aufgelagert haben. Die Entstehung dieser aufgelagerten Kalkteile kann auf verschiedenen Ursachen beruhen: Witterungseinflüsse, Bakterienfraß, vielleicht auch gegenseitiges Abfressen oder auch Auflagerung durch den Mantelwulst.

Wie variabel die Art ist, zeigt sich auch an den Maßen: Höhe 23,8 bis 40 mm, Durchm. 21,6–37,5 mm. Der Durchmesser kann 74–108% der Höhe betragen. Die Variabilität der Form wird jedoch nicht allein durch die starken Unterschiede der Höhen- und Durchmessermaße gekennzeichnet, sondern die Umgänge können auch von ganz flach bis stark gewölbt variieren, so daß im extremen Falle eine gleichmäßige

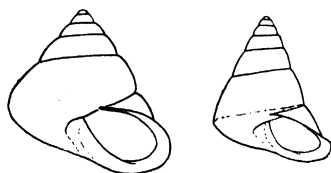


Abb. 5. Extreme Schalenvarianten von *Papuina chancei* (Karlel-Gebiet).



kegelförmige Schale mit abgeflachten Umgängen und kantigem letzten Umgang vorliegt (Abb. 5). Die Zahl der Umgänge variiert von  $5\frac{1}{2}$ –7.

Die Farbe des lebenden Tieres ist nach Pater SCHNEIDERS Mitteilungen grauschwarz bis schwarz. Die Fühler können grau und an der Basis schwarz gefärbt sein, sie können aber auch ganz schwarz sein.

Die Genitalien sind in den unteren Abschnitten sehr langgestreckt und ohne jedes Anhangsorgan. Nach dem verdickten Epiphallus folgt ein dünnes

Vas deferens [im Gegensatz zu *P. hindei* (Cox), wo der Teil des Vas deferens auffällig vergrößert ist]. Interessant ist es, daß das Atrium so kurz ist, daß bei verschiedenen Alkoholexemplaren Penis und Vaginaöffnung nebeneinander an der Oberfläche liegen (Abbildung 6). — Die Ra-

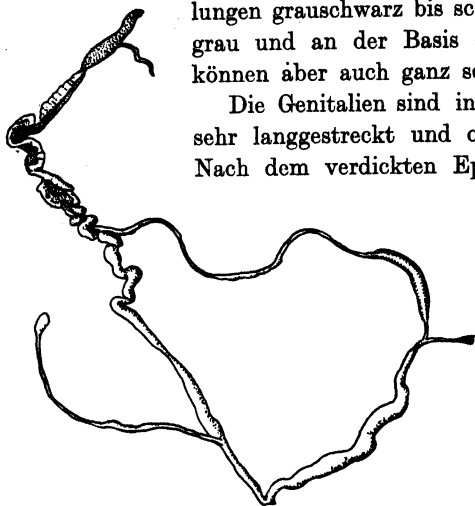


Abb. 6. Genitalien von *Papuina chancei* (Cox).

dula von *P. chancei* besteht aus 122–123 Querreihen, die sich in der Mitte in einem Winkel von etwa  $112^\circ$  schneiden. Eine halbe Reihe im mittleren Abschnitt der Radula zählt 48–49 Zähne. Die

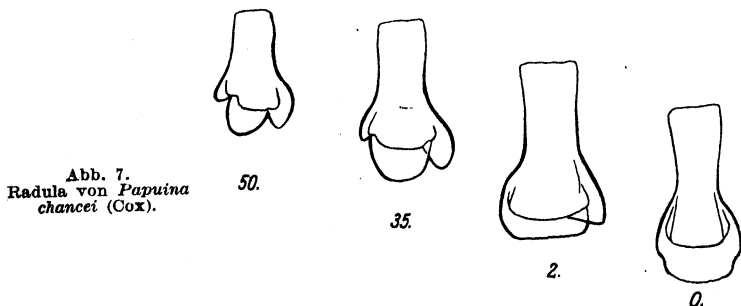


Abb. 7.  
Radula von *Papuina chancei* (Cox).

Mittelzähne bestehen aus einem breiten Mesokonius und einem daumenähnlichen Entokonius. Danach kommen ca. 9 Zähne, die einen Ansatz für einen Ektokonius aufweisen, der bei den darauffolgenden 32 Zähnen deutlich ausgebildet ist. Bei den letzten drei Randzähnen kann Meso- und Ektokonius gelegentlich noch fein gezähnt sein (Abb. 7). — Der Kiefer hat 13–15 Einkerbungen (untersucht an 6 Exemplaren).

Lebende Tiere sind an Blättern auf Bäumen oder Stauden sitzend gefunden worden. Die Schalen werden manchmal von größeren Einsiedlerkrebsen bewohnt, von denen sie an der Küste hin verschleppt werden.

Verbreitung: Salomonen (Ysabel Island [Cox], Bougainville [OBERWIMMER]). Neu-Pommern: Gazelle-Halbinsel (Ralum, Mioko, Matupi, Mope, Kap Lambert in Nordbaining, Adlerbucht in Südostbaining, Schildkröteninseln am Powell-Hafen), Weite Bucht (Zungen-Kap, Ril, Ghoguwulon, Malkong, Karlei, Nangurup, Wattok-Gebiet, Matlip, Cormoran-Huk, Krater-Huk, Wasserfallbucht, Matong), Jacquinotbucht (Pomeo), Tobilis Kaietan südlich von Cap Cunningham, Vahsel-Hafen (Roeboek Spitze), Ulamona am Vulkan Vater (Ost-Nakanai). — Neu-Mecklenburg (PILSBRY, Man. of Conch. Vol. VIII, p. 288). —

Es wird noch zu untersuchen sein, ob *P. incerta* I. Rensch von Friedrich-Wilhelmshafen, Deutsch-Neuguinea, etwa als geographische Rasse von *P. chancei* angesprochen werden kann (vgl. Zool. Anz. 85, p. 51, 1929).

#### 6. *Papuina josephi* I. Rensch.

*Papuina josephi* I. Rensch, Zool. Anz. 92, p. 226, Abb. 2-4, 1930.

Diese nur in einem Stück bekannte Art ist in der Schalenform ähnlich manchen Varianten von *P. chancei* (Cox). Sie ist aber konstant von dieser Art unterschieden durch den dreieckigen Zipfel am Mantelwulst, sowie durch den relativ längeren Penis, der etwa dreimal so lang ist wie die Vagina, während er bei *chancei* doppelt so lang ist. Die kuglige Verdickung der Vagina am Ansatz des Receptaculum seminis, wie ich sie von *P. josephi* erwähnte, kann bei *P. chancei* (an 3 Exemplaren untersucht) auch vorhanden sein. Das charakteristische periphere dunkle Band trennt *P. josephi* von allen *P. chancei*-Varianten. Die feine runzlige Oberflächenstruktur ist dagegen fast wie bei *P. chancei*.

Wie die großen mir jetzt vorliegenden Serien von *P. chancei* lehren, ist das in der Diagnose für *josephi* mit angeführte hellbräunliche Exemplar nur als eine extreme *chancei*-Variante aufzufassen. — Maße des im Berliner Museum befindlichen Typus: Höhe 31,8 mm, Durchmesser 25,3 mm.

Verbreitung: Neu-Pommern (Mensal-Bach in der Henry-Reid-Bucht).

7. *Papuina hindei* (Cox).

*Cochlostyla hindei* Cox, Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2) 2, p. 1063, pl. XXI, fig. 1, 2. 1888. (Terra typica: Neu-Mecklenburg.)

*Helix (Geotrochus) heimbürgi* Branscik, Jahrb. d. nat. Ver. Trencsiner Comitatus 1890–91, p. 80, T. 7, fig. 2a. (Neu-Pommern: Matupi.)

*Cochlostyla? finschi* Mrts., Conch. Mit. 8, p. 12, T. 46, fig. 5 u. 6, 1894.

*Papuina infracolorata* I. u. B. Rensch, Zool. Anz. 80, p. 77, 1929. (Neu-Pommern.)

Ich vereinige unter diesem Artnamen sowohl die ungezeichnete, gelblichgrüne *P. finschi* (Mrts.) mit weißem Mundsaum und weißem Gehäuseinnern, als auch die an Naht und Mundsaum schwarzbraun gefärbte *P. hindei* (Cox) (= *H. [Geotrochus] heimbürgi* Branscik), und die olivgelbe *P. infracolorata* I. u. B. Rensch mit dunklem rotbraunen Gehäuseinnern und weißem Mundrand und schließlich auch noch eine ganz melanistische, bisher noch unbekannte Form, die nur am Apex hellbräunlich bis weißlich gefärbt ist. In den großen von P. SCHNEIDER gesammelten Serien (156 ad. Schalen), die an Bäumen (hohen Eucalyptusbäumen und Sträuchern) sitzend gefunden wurden, finden sich Schalen der verschiedenen Farb- und Zeichnungstypen und auch alle Übergangsstücke. Einige dunkelrotbraune, melanistische Schalen mit weißlichem Apex z. B. lassen noch ganz deutlich an der Naht das schwarze Band der *hindei*-Variante erkennen. Schalen mit hellrötlich-braunem Mündungsinneren bilden den Übergang zu *P. infracolorata*. Bemerkenswert ist es, daß die ungezeichnete, weißmündige *P. finschi* (Mrts.) im Norden Neu-Pommerns auf der Insel Lolobau zu 100% vorkommt, während sie in den Serien am Mewulou und Karleigebiet die seltenste Variante bildet. Bei einer Serie von 39 Schalen vom Karleigebiet sind 18 Exemplare typische *hindei* mit schwarzem Mundsaum und schwarzem Nahtband, 11 Exemplare sind melanistisch, 1 Stück bildet mit seiner bräunlichen Färbung und seinem schwarzen Mundsaum, aber ohne schwarze Bänderung ein Übergangsstück zwischen *hindei* und der melanistischen Form und 3 weitere Exemplare zeigen außer den Charakteren von *P. hindei* noch die dunkelviolettblaue Innenfärbung der Schale, wie es „*P. infracolorata*“ eigentümlich ist, aber mit dunkelgefärbtem Mundsaum; nur 6 Schalen sind ungezeichnet mit weißem Mundsaum (*finschi*-Typ). Bei einem der letzten Exemplare ist der Mundsaum rosaviolett gerandet.

*P. infracolorata* möchte ich, wie soeben erwähnt, mit einbeziehen, trotzdem diese Form durch charakteristische Merkmale (ungezeichnete Schale, dunkles Gehäuseinnere, besonders breiter weißer Mundsaum,

deutlicher stumpfer Zahn an der Spindel) gekennzeichnet zu sein scheint. Es ist dabei aber zu bedenken, daß sie bisher nur vom Malkong-Bach und wahrscheinlich nur aus dem Quellgebiet bekannt ist, wo die anderen Varianten bisher nicht gefunden wurden (vom Sammler Pater SCHNEIDER wird diese Tatsache besonders betont).

An der Jacquinotbucht, die westlich der Weiten Bucht liegt, sind 7 Exemplare gesammelt, die alle die Eigentümlichkeit haben, anstatt des schwarzen Nahtbandes 1 schmales weißes Band unterhalb der Naht zu zeigen, das von einer dunkelbraunen Linie begrenzt wird. Außerdem ist der Apex dunkelbraunviolett gefärbt, im Gegensatz zu allen anderen Fundorten, wo der Apex immer heller ist als die übrige Schale. Von dem dazwischenliegenden Fundort „Cap Orford“ liegen mir nur ungezeichnete weißmündige Stücke vor. Es ist deshalb möglich, daß die Exemplare der Jacquinotbucht eine schwach differenzierte geographische Rasse darstellen. — Die starke Variabilität zeigt sich auch in den Maßen. Das größte Exemplar mißt 53,8 mm, das kleinste 34,3 mm Höhe. Der Durchmesser variiert von 19,4–30,1 mm.

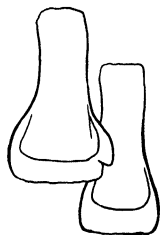


Abb. 8.  
Mittelzähne der  
Radula von *Papuina*  
*hindei* (Cox).

Die Farbe des Tieres wird von Pater SCHNEIDER für *P. hindei* mit speckig (hellgrau?), an den Seiten mehr aschgrau bezeichnet. Die Tiere hatten im Alkohol eine aschgraue bis schwärzliche Färbung, und zwar waren der *hindei*- wie der *finschi*-Typ und die melanistische Form gleich gefärbt. Von der *infracolorata*-Form ist kein Alkoholtier vorhanden.

Die Anatomie der Färbungsvarianten (*hindei*, *finschi*, melanistische Form) läßt keine konstanten Unterschiede erkennen. Die Genitalien sind ohne jedes Anhangsorgan wie die von *P. chancei* (Cox), sind aber unterschieden durch eine Verdickung des zum Eileiter führenden Teiles des Vas deferens. Sie ähneln darin den Genitalien von *P. novaepommeraniae*, *P. lambei* und *P. phaeostoma*. — Die Zahnreihen sind zur Mitte zu stumpfwinklig angeordnet, und zwar beträgt der Winkel etwa 103°–110° (bei allen drei Farbvarianten). Die Anzahl der Querreihen ist etwa 110–121. Die Zahl der Zähne (im mittleren Abschnitt der Radula) beträgt pro Querreihe etwa 44–54. Die Form der Zähne entspricht im allgemeinen der von *P. chancei*. Auf den glatten Mittelzahn folgen etwa 7–9 Zähne, die aus einem großen Mesokonius und einem kleinen Entokonius bestehen, bei den weiteren Zähnen kommt dann noch ein Ektokonius hinzu. Die letzten Randzähne sind meist rudimentär (Abb. 8). — Der Kiefer hat durchschnittlich 15 Einkerbungen.

Verbreitung: Neu-Pommern (Matupi, Ralum, Mewulou, Flußniederung des Jarra, Ulwut, Malkong-Bach, Karlei-Gebiet, Cap Orford, Jacquinotbucht [Pomeo], Paparatava am Varzinberg, Potau auf der Insel Lolobau). Neu-Mecklenburg (Cox).

### 8. *Papuina novaepommeraniae* I. u. B. Rensch.

*Papuina novaepommeraniae* I. u. B. Rensch, Zool. Anz. 80, p. 77, 1929. (Terra typica: Neu-Pommern.)

*Papuina papustylodes* I. u. B. Rensch, ibid. p. 78.

Bei der Neubeschreibung von *P. novaepommeraniae* und *P. papustylodes* lagen uns je 2 Exemplare vor, die deutlich die Unterschiede dieser beiden „Arten“ erkennen ließen. *P. novaepommeraniae* hat eine bräunlich-grauweiße Grundfarbe mit schwarzbraunem Band auf den Umgängen und an der Naht ein kalkweißes Band. *P. papustylodes* ist gelblich oliv gefärbt und ungebändert. Über 50 Exemplare, die Pater SCHNEIDER an dem typischen Fundort, Bergland am Matlip-Fluß (Weite Bucht), weiterhin gesammelt hat, enthalten nun aber Übergänge beider Formen. Mehrere olivgelb gefärbte Exemplare (*papustylodes*-Typ) haben ein leuchtend weißes Nahtband, andere Stücke haben außerdem noch eine dunkelbraune Bänderung, wie es die typische *novaepommeraniae* hat. Der Mundsaum kann bei beiden Typen von weißlich über rosa bis dunkelviolett gefärbt sein. Ebenso hat die Mehrzahl der Stücke einen braunvioletten Apex, der nicht durch etwaige Leberreste hervorgerufen ist, da er auch bei Alkoholexemplaren vorhanden ist, wo ich das Tier mit unversehrter Leber aus der Schale entfernt habe. Es ist also *P. papustylodes* als Synonym von *P. novaepommeraniae* zu betrachten.

Von Wichtigkeit ist es aber auch, die Unterschiede von *P. novaepommeraniae* zu *P. hindei* (Cox) eindeutig festzulegen. Erstere ist in der Form gedrungener, die Umgänge sind abgeflacht und nehmen allmählich zu, der letzte Umgang ist stumpfkantig, bei *P. hindei* sind die Umgänge dagegen gewölbt und besonders der letzte Umgang ist relativ groß, rundlich und tritt daher bauchig hervor. Der Apex ist schlanker. Auch ist die Mundöffnung bei den *P. hindei*-Stücken durchschnittlich relativ etwas größer, und die Mündung ist weniger schräg gestellt. Die Färbung ist bei beiden Arten variabel. Sie variieren von gelblich-oliv über bräunlich-oliv bis dunkelbraun. Bänderung und Mundsaumfärbung sind dagegen im allgemeinen völlig verschieden. *P. hindei* hat entweder eine rein weiße Mündung oder eine schwarzbraune Mündung und damit dann ein schwarzbraunes schmales Naht-

band. *P. novaepommeraniae* zeigt dagegen bei den meisten Exemplaren eine rosa oder violettrosa Mündung und ein schmales weißes Nahtband, in einigen Fällen aber außerdem noch zwei braune Bänder, von denen eins an der Naht und eins an der Peripherie liegt (typische *novae-pommeraniae*). Unterscheidend ist auch der starke Glanz der *P. hindei*-Stücke, während das Periostracum von *P. novaepommeraniae* nur mattglänzend ist. Es handelt sich also bei *P. hindei* (156 ad. Schalen) und bei *P. novaepommeraniae* (51 ad. Exemplare) um zwei gute Arten.

Diese Feststellung ist deshalb von Wichtigkeit, weil zwei Exemplare aus einer Aufsammlung am Matlip-Fluß (Weite Bucht) weder zu der einen, noch zu der anderen Art „passen“. Sie haben eine ähnliche Form wie *P. hindei*-Stücke, sind aber etwas gedrungener, der Apex ist nicht so schlank. Den weißen Strich an der Naht, den rosa Mundsaum und den violettgefärbten Apex haben sie aber mit *P. novaepommeraniae* gemeinsam. Da die beiden Arten sich auch nicht anatomisch unterscheiden (s. u.), bleibt nichts anderes übrig, als diese Stücke für Bastarde anzusprechen. Es ist das von großem Interesse, weil ähnliche Fälle in der Gattung *Papuina* noch nicht bekannt sind. Daß die Bastarde zwischen beiden „nebeneinander“ lebenden Arten so selten auftreten, mag daran liegen, daß solche Baumschnecken gewöhnlich in isolierten Kolonien leben, daß also nur selten einmal Populationen beider Arten in der gleichen Baumkrone zusammentreffen. — Ich möchte übrigens annehmen, daß Schalen von der Jacquinotbucht ebenfalls als Bastarde anzusprechen sind. Sie ähneln den obengenannten Bastarden, aber haben den schwarzen Mundsaum, der für *P. hindei* typisch ist.

Höhe 31,1–44 mm, durchschn. 36,4 mm; Durchm. 19,7–26,9 mm, durchschn. 23,1 mm. Der Durchmesser kann 54–70% der Höhe betragen. Die Bastarde haben eine Höhe von 40,6 und 39,3 mm, einen Durchm. von 25,6 mm.

Pater SCHNEIDER gibt an, daß die Färbung des lebenden Tieres weißlich („speckig“), auf der Oberseite etwas grau sei. Die Alkoholtiere sind ganz weißlich, im Gegensatz zu den z. T. dunkelgrauen Körpern der Alkoholexemplare von *P. hindei*.

Die Genitalien weichen im Bau nicht von denen von *P. hindei* ab, trotzdem die individuelle Variabilität (Reifestadien, Altersstadien) sehr groß ist. Der letzte Teil des Vas deferens ist verdickt, wie es die Genitalien von *P. lambei* (Pfr.) und *P. phaeostoma* (Mrts.) auch aufweisen. — Die Zahnreihen der Radula schneiden sich in der Medianlinie etwa in einem Winkel von 106–114°. Die Zahl der Querreihen ist etwa 105 bis 112. Eine halbe Querreihe, etwa im mittleren Abschnitt der Radula,

hat 43–45 Zähne. Auf den glatten Mittelzahn folgen 2–4 Zähne, bei denen der Entokonus fehlt oder nur ganz schwach angedeutet ist (bei *P. hindei* ist der Entokonus immer deutlich ausgebildet). Die 9 folgenden Zähne haben dann einen ausgeprägten Entokonus, die letzten 27 bis 29 Zähne haben Ento- und Ektokonus (Abb. 9). Der Kiefer hat 16 Einkerbungen.

Verbreitung: Östliches Neu-Pommern an der Weiten Bucht (Mewulou-Gebiet, Malkong-Gebiet, Jananc, Bergland am Matlip und Wattok, Patagal-Gebiet, Cormoran-Huk).

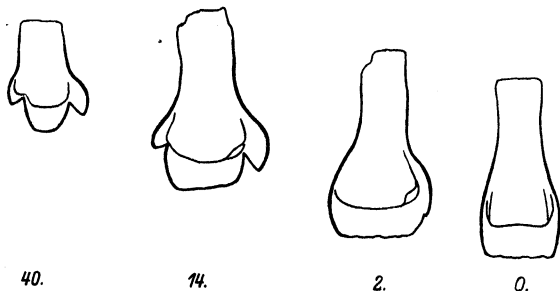


Abb. 9. Radula von *Papuina novaepommeraniae* I. u. B. Rensch.

### 9. *Papuina pulcherrima* I. Rensch.

*Papuina pulcherrima* I. Rensch, Zool. Anz. 95, p. 187, Abb. 1, 1931. (Terra typica: Manus, Admiraltätsinseln.)

Eine große Serie (44 Schalen und 6 Alkoholexemplare) dieser schönen Art, von Dr. BÜHLER bei Tungan auf Manus gesammelt, stimmt im allgemeinen mit den Angaben der Diagnose überein. Nur haben die Trockenschalen eine fast bräunlich-grüne Färbung, außer der Partie an der Spindel und dem Inneren der Schale, welche „spangrün“ gefärbt sind wie das typische Exemplar. Diese bräunlich-grüne Färbung wird durch ein zweischichtiges Periostracum verursacht. Die obere Schicht ist braun, die darunter liegende grün. Die Exemplare in Alkohol sind dagegen lebhaft blaugrün gefärbt. — Höhe 35,8–42,9 mm, Durchmesser 25,4–29,4 mm. Die Maße eines extrem kleinen Stückes betragen: Höhe 29,9 mm, Durchmesser 20,8 mm.

Die Anatomie konnte an den Alkoholexemplaren untersucht werden. Die Genitalien sind ohne jedes Anhangsorgan. Das letzte Ende des Vas deferens ist nicht verdickt, wie bei *P. novaepommeraniae* und *P. hindei*. — Die Querreihen der Radula schneiden sich in der Medianlinie stumpfwinklig. Auf den spatelförmigen glatten Mittelzahn folgen

8–9 ebenfalls spatelförmige Zähne. Bei den weiteren 26–27 Zähnen hat sich ein Ento- und ein Ektokonius gebildet, die bei den äußersten Zähnen in mehrere feine Spitzen zerteilt sein können (Abb. 10). Die Zahl der Querreihen ist etwa 86.

Verwandtschaftlich steht *P. pulcherrima* den in der Form ähnlichen *P. hindei* und *P. novaepommeraniae* am nächsten. Die anatomischen Unterschiede machen es indes unmöglich, sie als geographischen Vertreter einer dieser beiden Neu-Pommern-Arten aufzufassen.

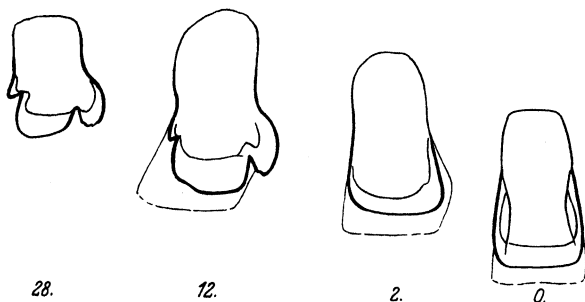


Abb. 10. Radula von *Papuina pulcherrima* I. Rensch.

Verbreitung: Admiralitätsinseln (Hauptinsel Manus mit den Fundorten Bundralis und Tungon).

Herr Dr. BÜHLER sammelte auf Manus eine Halskette, die aus aufgereihten Schalen von *P. pulcherrima* besteht (ausgelegt in der Schau-sammlung des Museums für Völkerkunde zu Basel).

#### 10. Rassenkreis *Papuina fergusoni* (H. Adams).

Ein eingehenderer Vergleich der bisher als Arten bezeichneten, offenbar seltenen Formen *P. fergusoni* (Ad.), *P. densestriata* Fulton, *P. talaseana* I. Rensch ergab, daß es sich hier um geographische Vertreter handelt, die zu einem Rassenkreis zusammengefaßt werden können. Leider sind von allen drei Rassen die anatomischen Charaktere noch nicht bekannt.

##### 10a. *Papuina fergusoni fergusoni* (H. Adams).

*Geotrochus fergusoni* H. Adams, Proc. Zool. Soc. London 1872, p. 614, Pl. 42, fig. 14. (Terra typica: New Britain.)

*Papuina schneideri* I. u. B. Rensch, Zool. Anz. 80, p. 77, 1929. (Neu-Pommern.)

Bei der Neubeschreibung von *P. schneideri* hatten wir *P. fergusoni*, die damit zu identifizieren ist, falsch beurteilt. Es lag dies daran, daß uns kein Vergleichsmaterial im Berliner Museum vorlag, daß die Ab-



bildungen ungenügend waren und daß die Maße in der Originalbeschreibung von ADAMS (wohl infolge eines Druckfehlers) falsch angegeben waren (statt 18 mm Durchmesser muß es wohl 28 mm heißen). Der Vergleich der von Pater SCHNEIDER gesammelten Stücke mit dem im British Museum liegenden Typus von *P. fergusoni* ließ die Zugehörigkeit zu dieser Art erkennen.

Die Schale ist horngelb (aber braune Reste eines Periostracums auf einer Schale lassen auf eine braune Färbung im unverletzten Zustand schließen), spitz kegelförmig mit flachen Umgängen, die Naht ist fadenförmig aufgesetzt. Die Zuwachsstreifen treten stark hervor, sonst ist die Oberfläche mit einer ungleichmäßigen, feinen, welligen Spiralstruktur versehen. — Die mir vorliegenden Exemplare von *P. fergusoni* haben eine Höhe von 26,5, 30, 31,6 mm, einen Durchmesser von 25, 27, 26,5 mm. (Der Typus im British Museum hat nach meiner Messung eine Höhe von 32 mm und einen Durchmesser von 27 mm.)

Verbreitung: Neu-Pommern (vielleicht nur östliche Hälfte), Neu-Lauenburg (Naturhist. Museum Hamburg).

#### 10b. *Papuina fergusoni densestriata* Fulton.

*Papuina densestriata* Fulton, Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 9, p. 316, 1902. (Terra typica: Neu-Mecklenburg.)

*Papuina densestriata* wurde von FULTON trotz ihrer bereits erkannten Ähnlichkeit mit *P. fergusoni* als besondere Art aufgestellt. Die Unterschiede sind indes so gering, daß wir hier von geographischen Rassen reden müssen, denn *P. densestriata* ist nur derber gerippt, wodurch die Spiralskulptur fast völlig verschwunden ist (aber Reste sind davon erhalten, was FULTON übersah). Sie hat eine dunklere Färbung (die aber bei frischen *fergusoni*-Stücken ähnlich vorliegt, s. o.). Die dunkelbraune Schalenfärbung läßt eine darunterliegende, mehr oder minder deutlich ausgeprägte Zickzack-Zeichnung erkennen. Am deutlichsten ist diese bei einem Stück aus dem Naturhistorischen Museum zu Hamburg zu erkennen. Auf der Unterseite ist ein etwa 2 mm breites Band erkennbar, das in der Nähe des Kiels verläuft. Der Mundsaum und der Callus sind dunkelbraun. Der äußere Rand des Mundsaums, sowie der innere Abschnitt der Columella sind aber weißlich. — Die Maße unterscheiden sich nicht wesentlich von denen von *P. fergusoni*. Höhe: 27–28 mm, Durchm. 25–25,4 mm.

Verbreitung: Neu-Mecklenburg.

10c. *Papuina fergusoni talaseana* I. Rensch.

*Papuina talaseana* I. Rensch, Zool. Anz. 85, p. 50, Abb. 2, 1929. (Terra typica: Neu-Pommern [Talasea].)

Die drei mir vorliegenden Exemplare von *Talasea* im Westen Neu-pommerns ähneln in der Gesamtform so sehr *P. fergusoni*, daß ich sie als geographischen Vertreter dieser Art ansehen möchte. Die *Talasea*-Exemplare sind im allgemeinen größer. Die Färbung ist dunkler horn-gelb als bei der Nominatrasse, hat aber auch ebenfalls Reste eines dunkel-braunen *Periostracums* wie diese. Der Hauptunterschied liegt in der stumpfen Kielung und in der fehlenden Skulpturierung von *talaseana*. Die Zuwachsstreifen treten kaum hervor. Die ungleichmäßigen Spiral-linien sind dagegen derber ausgeprägt. Die Naht ist nur beim Typus so deutlich fadenförmig aufgesetzt wie bei *P. fergusoni*. Der Mund-saum ist auch weiß, aber durchschnittlich etwas stärker aufgeschlagen. — Höhe: 30,4, 34,4, 34,4 mm, Durchmesser 27, 28,8, 32,4 mm.

Verbreitung: *Talasea* (Neu-Pommern).

11. Rassenkreis *Papuina wiegmanni* (Mrts.).

Bei *P. wiegmanni* ist eine große Anzahl individueller Varianten ausgeprägt, die auch z. T. in der Literatur bereits beschrieben wurden. Die Schalenform schwankt zwischen kugelig-kegelförmig (bzw. gedrückt-kugelig) und stumpfkantig-kegelig. In der Mündungsform variiert besonders die untere Ecke: ist diese deutlich ausgeprägt, so erscheint die Mündung viereckig. Fehlt die untere Ecke, so ist die Mündung dreieckig. Bei der letzteren Form ist der Mundsaum zugleich schnabel-förmig ausgezogen. Die Oberfläche ist bei manchen Exemplaren glatt, bei anderen durch schräge Runzeln deutlich skulpturiert. Die Grund-farbe der ersten Umgänge kann bläulich-schwarz, violettbraun, rot, rosa, gelblich oder weiß sein. Der letzte Umgang ist gewöhnlich weiß oder bläulichweiß, seltener gelblich, oftmals nach der Mündung zu stärker gelblich. Die schwarzen oder dunkler oder heller braunen, aber gelegentlich auch weißlich hyalinen Bänder können verschieden breit sein, an verschiedenen Stellen beginnen und dabei auch auf kurze Flecke nahe der Mündung reduziert sein. In manchen Fällen verschmelzen die Bänder mit dem schwarzbraunen Mundsaum, in anderen Fällen sind sie durch einen etwa 1–2 mm breiten Streifen davon getrennt. Bei einigen wenigen Exemplaren (mit hyalinen oder hellbraunen Bändern) ist der Mundsaum weiß.

Bei flüchtiger Durchsicht größeren Materiales hat man zunächst den Eindruck, daß diese Varianten „regellos“ über das ganze Ver-

breitungsgebiet verteilt sind und daß das Vorherrschen bestimmter Varianten an einzelnen Fundorten nur auf Kolonievariabilität, d. h. auf Verwandtschaft innerhalb der Populationen, zurückzuführen ist (so wie das bei europäischen *Cepaea*-Arten geläufig ist). Ein genaueres

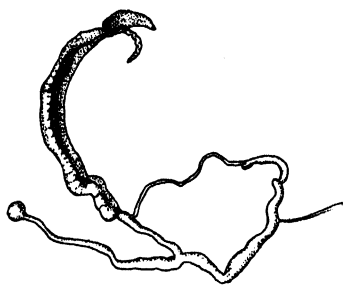


Abb. 11. Genitalien von *Papuina wiegmanni wiegmanni* (Mrts.).

Studium lehrt indes, daß die individuelle Variabilität hier doch auch zur Bildung von geographischen Rassen geführt hat. So fällt es auf, daß bei den Schalen von der Nordküste Neu-Pommerns und den ihr vorgelagerten kleinen Inseln die Bänder fast stets mit dem Mundsäum verschmolzen sind, während umgekehrt an der Südküste bei etwa  $\frac{9}{10}$  der untersuchten Schalen eine helle Zone zwischen

Mundsäum und Bändern eingeschaltet ist. Aber auch innerhalb der Südküste sind noch einmal zwei oder drei geographische Rassen zu trennen. Die westlichen Populationen zeigen nämlich überwiegend andere Varianten als die östlichen. Die ersteren sind kleiner und auch durchschnittlich stärker skulpturiert. So wird es nötig, die im folgenden angegebene Rassengliederung vorzunehmen.

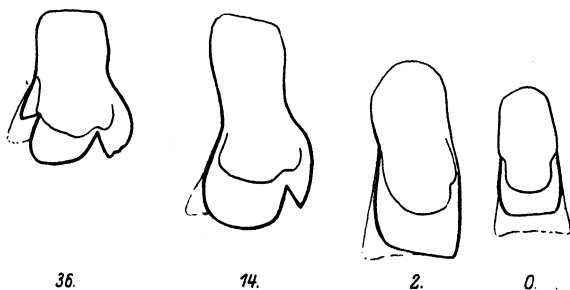


Abb. 12. Radula von *Papuina wiegmanni wiegmanni* (Mrts.).

Die Genitalien, untersucht an Exemplaren von der Südwestküste Neu-Pommerns (von anderen Gebieten Neu-Pommerns lag mir leider kein Alkoholmaterial vor), haben als Bemerkenswertes ein rudimentäres Flagellum am Vas deferens und eine Verdickung am Eingang des Receptaculum seminis (Abb. 11). Die von mir untersuchte *Papuina tayloriana septentrionalis* I. u. B. Rensch von Neu-Pommern zeigt die gleichen Eigenheiten. — Ebenso sind sich auch die Radulae beider Formen sehr ähnlich. Auch die von mir untersuchte Radula von *P. wiegmanni*

*kubaryi* Mlldf. von Neuguinea zeigt keine wesentlichen Unterschiede (s. u.). Auf den kleinen spatelförmigen Mittelzahn folgen auf jeder halben Querreihe (etwa im mittleren Abschnitt der Radula) 9–10 ebenfalls spatelförmige, aber größere Seitenzähne, dann 6–8 Zähne, die einen größeren Mesokonus und einen kleinen zum Rande größer werden den Entokonus haben. Die letzten 40 Randzähne haben dann außerdem noch einen Ektokonus (Abb. 12). Die Zahl der Querreihen beträgt etwa 128.

11a. *Papuina wiegmanni wiegmanni* (Mrts.) (Abb. 13).

*Helix (Geotrochus) Wiegmanni* Martens, Conchol. Mittheil. 3, Heft 3, p. 10, Kassel 1894. — Arch. f. Naturgesch. 1897, p. 41, T. 8, f. 1–4.

*Papuina Tuomensis* und var. *heterochroa*, var. *violaceo-flava* Ancey, Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2) 10, p. 374, pl. 26, fig. 3, 1895.

*Papuina wiegmanni* und *Papuina tuomensis* Gude, Journ. of Malac. 7, p. 88 bis 89, 1899.

*Papuina wiegmanni* und var.  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  Leschke, Mitt. Nat. Mus. Hamburg 29, p. 103, 1912.

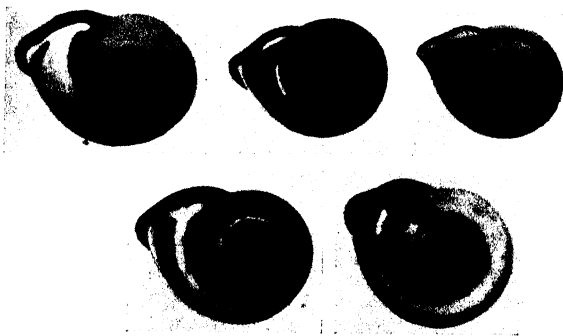


Abb. 13. Obere Reihe: Drei individuelle Varianten von *P. wiegmanni wiegmanni* (die erste vom Pule-Fluß, die anderen vom Möve-Hafen). Untere Reihe: Links Typus von *P. w. disjuncta*, rechts Typus von *P. w. conjuncta*.

Als Herkunftsgebiet für *P. wiegmanni* gab MARTENS in der Originalbeschreibung die Salomonen an, versah aber diese Bezeichnung drei Jahre später (l. c.) mit einem Fragezeichen und fügte dabei die Insel Tuom als genaueren Fundort weiterer, inzwischen erhaltener Exemplare an. Leider läßt nun die Beschaffenheit des mir vorliegenden Typus keine sicheren Schlüsse auf den Fundort zu. Das Stück hat etwa die Größe und Form von Tuom-Exemplaren, ist aber unterseits nicht deutlich skulpturiert. Die Bänder erreichen den Mundsaum nicht. Das Stück ist also mit 90% Wahrscheinlichkeit (s. u.) von der Südseite

Neu-Pommerns und vielleicht auch von der kleinen Insel Tuom selbst (Siassi-Gruppe zwischen Neuguinea und Neu-Pommern). Ich beschränke deshalb die Terra typica auf Tuom.

Die Nominatrasse ist den anderen Rassen gegenüber hauptsächlich durch ihre größere Färbungsvariabilität charakterisiert. Nur bei ihr treten Varianten auf, bei denen die Bänder auf kleine Flecke nahe der Mündung reduziert sind („heterochroa“), sowie Varianten, bei denen die Oberseite bis zur Peripherie hin einheitlich dunkelbraun oder einheitlich braungelb ist. Die Skulpturierung der Oberfläche ist durchschnittlich kräftiger als bei den anderen beiden Rassen. Von der Rasse der Nordküste unterscheiden sie sich außerdem dadurch, daß die Bänder den Mundsaum meist nicht erreichen.

Das Verbreitungsgebiet umfaßt die Südküste Neu-Pommerns westwärts mindestens bis zum Aidfluß (s. LESCHKE, l. c.) und ostwärts etwa bis zum Kap Beechey (leg. SCHNEIDER) sowie die vorgelagerten kleinen Inseln und den Siassi-Archipel (Tuom) zwischen Neuguinea und Neu-Pommern.

Die einzelnen Fundorte zeigen sehr verschiedene Variabilität. So haben von 14 von Pater SCHNEIDER am Pulie-Fluß gesammelte Schalen 13 Stück die Bänder auf kurze Flecke reduziert (Abb. 13), während sie beim 14. etwa die letzte Hälfte des letzten Umganges einnehmen. Höhe 15,8–18,1 mm, Durchm. 22,4–26 mm. — Bei Mövehafen östlich davon sammelte Dr. HEDIGER 11 Schalen, von denen drei reduzierte Bänder haben, 4 dagegen oberseits einheitlich braun sind, während die vier restlichen eine gelbbraune Grundfarbe und verschieden stark ausgeprägte Bänderung aufweisen (Abb. 13). Eine der letztgenannten Schalen hat eine weiße Mündung. Höhe 13–17,5 mm, Durchm. 20,5 bis 23,7 mm. — Unter 4 von Pater SCHNEIDER auf der Insel Pililu am Kap Merkus gesammelten Schalen befinden sich drei normalbändrige und eins mit einheitlich dunkelbrauner Oberseite (Höhe 16,4–17,9 mm, Durchm. 22,6–24,5 mm). — 3 Schalen von der Insel Atui unweit Lindenhafen haben gelbliche Grundfarbe, glasig olivbraune Bänder und weißen Mundsaum. Höhe 15,7, 14,4, 15 mm, Durchmesser 20,4, 21,0, 19,8 mm. Schon diese hier genannten Serien lassen also erkennen, daß die einzelnen Populationen sehr verschiedenartig sind. Es ist sehr wohl möglich, daß später auf Grund größeren Materiales noch weitere geographische Rassen unterschieden werden können. Vor allem die kleinen gelblichen und weißmündigen Atui-Stücke könnten evtl. mit C. R. BOETTIGERS *P. rynchota* identifiziert werden, die leider ohne genauen Fundort veröffentlicht wurde (Abhandl. Senck. Nat. Ges. 36, p. 292, Taf. 23, f. 16a–c, 1918).

11b. *Papuina wiegmanni disjuncta* nov. (Abb. 13).

**Material:** Pater SCHNEIDER sammelte 34 Exemplare an der Jacquinotbucht, 4 bei Malekur, 8 bei Pomeo, 4 am Kap Quoy in 300 bis 500 m Höhe und 2 an der Owen-Spitze. Dr. HEDIGER, Basel sammelte 24 Exemplare ebenfalls an der Jacquinotbucht.

**Diagnose.** Von der Nominatrasse unterschieden durch geringere Variabilität, durchschnittlich breitere Bänder, ein wenig bedeutendere Maße und glatte, meist unskulpturierte Oberfläche. Mit Ausnahme eines Stückes sind die Bänder normal ausgeprägt, d. h. das mittlere Band erstreckt sich mindestens über den letzten Umgang hinweg. Dieses Band ist bei 89% der Stücke ganz oder vorwiegend durch eine Lücke von dem Mundsaum getrennt („disjuncta“). Auch die Färbung der ersten Umgänge ist nur wenig variabel: sie schwankt zwischen bräunlich rot und dunkelviolettblau, ist aber niemals weißlich oder gelb. Das mittlere Band nahe der Mündung mißt 2–5 mm. Die Mündung ist durchschnittlich rundlicher bzw. viereckiger als bei der Nominatrasse. Höhe 16,2–19,8 mm, Durchm. 22–25,9 mm. Ein besonders kleines Stück von Malekur hat eine Höhe von 14,7 mm, einen Durchm. von 23 mm.

**Verbreitung:** Südküste Neu-Pommerns vom Kap Beechey ostwärts bis zur Owen-Spitze.

**Typus:** 1 Exemplar von Pomeo an der Jacquinotbucht im Zoologischen Museum zu Berlin (Höhe 17,6 mm, Durchm. 25 mm).

11c. *Papuina wiegmanni conjuncta* nov. (Abb. 13).

**Material:** 60 Exemplare von EICHHORN an der Nordküste Neu-Pommerns (Talasea) gesammelt; 38 Exemplare bei Ulamona am Vulkan Vater, 18 von der Insel Lolobau (Duportail) von Pater SCHNEIDER gesammelt.

**Diagnose.** Von der Nominatrasse unterschieden durch glattere, wenig oder gar nicht skulpturierte Oberfläche, durch durchschnittlich rundliche bzw. mehr viereckige Mündung und durch den Mangel der Varianten mit gelber oder einheitlicher dunkler Oberseite und den Varianten mit kurzen Fleckenrudimenten („heterochroa“). Von der Rasse *disjuncta* dadurch unterschieden, daß die Bänder, vor allem das mittlere, in 92% der Fälle mit dem Mundsaum verbunden sind. — Die meisten der vorliegenden individuellen Varianten zeigen die Bänderung nur etwa auf der letzten Hälfte des letzten Umganges. Andere Exemplare haben vollständigere Bänder. Unter der Serie von Talasea befinden sich auch völlig unpigmentierte Schalen mit hyalinen Bändern

und weißer Mündung (15%). Diese Variante ist bisher nur von diesem einen Fundort bekannt. Die ersten Umgänge sind weiß oder rosa bis dunkelviolett pigmentiert. — Die Schalen von *Talasea* haben eine Höhe von 16,1–19,3 mm und einen Durchm. von 22–26 mm bei  $4\frac{1}{2}$  bis 5 Umgängen. Die Serie von *Ulamona* zeigt eine Höhe von 16,1–19,4 mm, einen Durchm. von 21,9–27 mm bei  $4\frac{1}{2}$ –5 Umgängen, die Serie der Insel Lolobau eine Höhe von 16,3–18,6 mm, einen Durchm. von 22,5 bis 26,9 mm bei  $4\frac{1}{2}$ – $4\frac{3}{4}$  Umgängen. — Von *Ulamona* sandte Pater SCHNEIDER ein fast erwachsenes linksgewundenes Stück!

Verbreitung: Nordküste von Neu-Pommern (*Talasea*, *Ulamona*, Insel Lolobau) (wahrscheinlich gehören auch die von LESCHKE von den Forsayth-Islands erwähnten Stücke zu dieser Rasse).

Typus: 1 Exemplar von *Ulamona* im Zoologischen Museum zu Berlin (Höhe 18,8 mm, Durchm. 25,1 mm).

Eine einzelne Schale von Unea-Insel, nördlich von Neu-Pommern, von EICHHORN gesammelt, ist durch geringe Größe (Höhe 14,8 mm, Durchmesser 20,2 mm bei  $4\frac{1}{2}$  Umgängen) und schmale, den Mundsäum nicht erreichende Bänder ausgezeichnet.

#### 11d. *Papuina wiegmanni kubaryi* Mlldf.

*Papuina Kubaryi* Möllendorff, Proc. Mal. Soc. London 1, p. 236, Pl. XV, fig. 4, 1895. (Terra typica: Neuguinea, Nähe Constantinshafen.)

Die im ehemaligen Deutsch-Neuguinea lebende *P. kubaryi* ist von *P. wiegmanni* in der Schale nur durch etwas derbere Skulptur, durchschnittlich ein wenig mehr ausgezogene, d. h. mehr dreieckige Mündung und die fleckige Zerteilung der Bänder unterschieden. Man darf daher die beiden Formen wohl als geographische Rassen des gleichen Rassenkreises ansehen, wenn auch erst die Untersuchung der Genitalien ein endgültiges Urteil erlauben wird. Die Radula entspricht in der Form der einzelnen Zahntypen etwa der von *P. wiegmanni*.

#### 12. *Papuina tayloriana septentrionalis* I. u. B. Rensch.

*Papuina tayloriana septentrionalis* I. u. B. Rensch, Zool. Anz. 80, p. 79, 1929. (Terra typica: Neu-Pommern [Weite Bucht-Flußniederung des Ip].)

Bisher wurde diese Art von Pater SCHNEIDER nur an folgenden Fundorten gesammelt: Ril (1), Mandrewei (1), Karlei (6), Pigua (1), Ip (5), Lemkong (1), alle an der Weiten Bucht gelegen, ferner auf der Gazelle-Halbinsel (leider ohne genaueren Fundort). Es ist auffällig, daß nach den bisherigen Kenntnissen gerade von diesem Gebiet die

nächstverwandte *P. wiegmanni* noch nicht bekannt ist, daß die beiden Formen also geographisch einander ersetzen.

Die Rasse *septentrionalis* ist hauptsächlich dadurch charakterisiert, daß die braunen Bänder einheitlich, d. h. nicht in Fleckenreihen aufgelöst sind. Die Zahl der Bänder ist im übrigen variabel. 1 Stück ist oberseits ungebändert, 1 Stück hat nur 1 Band, 3 Stücke haben zwei Bänder auf dem Umgang und 1 feines Band dicht an der Naht, 5 Exemplare haben außer dem feinen Nahtband 3 Bänder auf dem Umgang, 3 Exemplare haben 4 Bänder, 2 Exemplare 5 Bänder. Manchmal sind die Bänder, die verschieden breit sein können, an einigen Stellen verschmolzen. Auf der Unterseite sind alle Exemplare gebändert. Zumeist ist das äußere Band besonders breit (bis zu  $3\frac{1}{2}$  mm); es folgen dann noch 1–3 dünnere Bänder. Der Mundsaum ist bei allen Stücken dunkelbraun. — Höhe 13,5–18 mm, Durchm. 21,5–27,2 mm.

Die Genitalien haben ganz so wie *P. wiegmanni* ein kleines rudimentäres Flagellum am Ende des Epiphallus. Auch in den Proportionen der übrigen Genitalabschnitte ist kein erheblicher Unterschied zwischen *wiegmanni* und *tayloriana septentrionalis* festzustellen. Doch sind bei *P. wiegmanni* alle Organe bedeutend derber, wie auch absolut größer. Das Receptaculum seminis ist wohl auch relativ länger. *Papuina tayloriana yulensis*, die TAPPARONE CANEFRI anatomisch untersuchte, zeigt ebenfalls eine Verdickung am Ende des Epiphallus, die wohl das Flagellum darstellt. — Eine halbe Querreihe im mittleren Abschnitt der Radula hat etwa 43–49 Zähne. Der Mittelzahn ist spatelförmig mit gerade abgestutzter Schneide und kleiner als die dann folgenden ebenfalls spatelförmigen 6–9 Zähne. Die weiteren 36–39 Zähne bestehen aus einem größeren Mesokonius mit einem Ento- und Ektokonius, die bei den äußersten Zähnen auch etwas gesägt sein können. — Es unterscheidet sich die Radula von *tayloriana* von der von *wiegmanni* dadurch, daß etwa 2–5 Zähne, die auf die spatelförmigen Zähne folgen, nur einen Mesokonius und einen Entokonius, also noch keinen Ektokonius haben.

Rassenkreis: Der *tayloriana*-Rassenkreis ist in mehreren Rassen über das Neuguinea-Gebiet verbreitet. Es lassen sich ihm wohl aber auch noch einige bisher als „Arten“ bezeichnete Formen von den Nachbarinseln anschließen, wie z. B. *Papuina wolfei* C. R. Boettger von der Keule-Insel (an der Nordküste) und *P. trobriandensis* Hedley (Trobriand-Insel, D'Entrecasteaux-Archipel).



### 13. *Papuina pudica* (Pfr.).

*Helix pudica* Pfeiffer, Mal. Blätter 7, p. 236, 1860. (Terra typica: New Britain.)

Da PFEIFFER *P. pudica* nicht abbildet und der Typus nicht auffindbar ist, ist die Identifizierung dieser Art sehr schwierig. Mir liegen 2 als *pudica* bezeichnete Exemplare vor (ex. coll. ZELEBOR), auf die die Diagnose im allgemeinen zutrifft. Sie ähneln im wesentlichen den *P. lienardiana* = *motacilla*-Exemplaren von den Salomonen. Da bisher meines Wissens nie wieder solche *pudica*-Exemplare in dem nun schon relativ gut abgesammelten Bismarck-Archipel gefunden worden sind, möchte ich das Vorkommen dort anzweifeln. Es wird sich wohl, wie schon bei so vielen von PFEIFFER mit falschem Fundort veröffentlichten *Papuin* um eine Salomonen-Form handeln.

### 14. Rassenkreis *Papuina* (*Megalacron*) *novaegeorgiensis* (Cox).

*Helix novaegeorgiensis* Cox, Proc. Zool. Soc. London 1870, p. 170, pl. 16, fig. 3, 3a. (Terra typica: Neu-Georgien, Salomonen.)

*Helix* (*Geotrochus*) *moseleyi* E. A. Smith, Proc. Zool. Soc. London 1884, p. 263, pl. 22, fig. 2, 2a (Admiralitätsinseln).

*Papuina novaegeorgiensis* I. Rensch, Zool. Anz. 95, p. 189, 1931.

In dem „Beitrag zur Kenntnis der Schneckenfauna der Admiralitätsinseln“, habe ich die Identität von *P. moseleyi* E. A. Smith mit *P. novaegeorgiensis* Cox festgestellt. Die Terra typica von *novaegeorgiensis* liegt auf Neu-Georgien, Salomonen. *P. moseleyi* ist von den Admiralitätsinseln bekannt, und außerdem auf der Forsyth-Insel an der Nordküste von Neu-Pommern (s. LESCHKE, l. c., p. 102) gefunden worden. Exemplare, die von EICHORN auf den Französischen Inseln gesammelt wurden, und die einheitlich durch bedeutendere Größe gekennzeichnet sind, möchte ich nun doch nach den großen Serien, die jetzt von Dr. BÜHLER auf den Admiralitätsinseln gesammelt wurden und zum Vergleich vorliegen, als geographische Rasse ansprechen. Die durchschnittlichen Maße der Exemplare der Französischen Inseln liegen über denen der Admiralitätsinseln. Die Exemplare der Admiralitätsinseln stimmen mit der Diagnose und Abbildung, die SMITH von *P. moseleyi* gibt, überein. Es kommen neben den typisch gebänderten (ein bis mehrere Bänder) auch einige Stücke vor, die gänzlich ungebändert sind. — Eine Serie von der kleinen Insel Andra, nördlich von Manus, hat dieselben durchschnittlichen Maße wie die der früher von mir untersuchten Serien von den Admiralitätsinseln. Höhe 12,3–14,4 mm, durchschn. 13,2 mm; Durchm. 19,6–22,8 mm, durchschn. 21,0 mm.

Vom Nordwesten der Insel Manus liegen noch Stücke vor, die stärker variable Maße zeigen: Höhe 12,1–15,3 mm, Durchm. 17,8–24,4 mm. (Pater SCHNEIDER machte mich freundlicherweise auf einen Druckfehler in der Arbeit im Zoologischen Anzeiger l. c. aufmerksam: 0,95 inches ist der Durchmesser, den Cox für *P. novaegeorgiensis* angibt, nicht 0,70 inches wie fälschlich gesetzt wurde.)

Ein Exemplar von Tungon (Manus) von Dr. BÜHLER gesammelt, konnte ich anatomisch untersuchen. Die Genitalien zeigten keine Besonderheiten. Jedes Anhangsorgan fehlt. Das Vas deferens ist nicht besonders aufgetrieben (wie bei *P. hindei*, *P. novaeopommeraniae* u. a.). Der Stiel des Receptaculum seminis ist ziemlich kurz und dick. Im

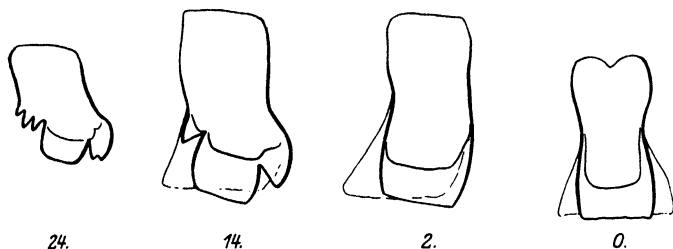


Abb. 14. Radula von *Papuina nov. novaegeorgiensis* (Cox).

Uterus lagen drei große Eier. — Die Radula, die deutlich die Zugehörigkeit von *novaegeorgiensis* zur Gattung *Papuina* zeigt, ähnelt in der Anordnung und Form der Zähne der *P. tayloriana septentrionalis*. Nur ist der Mittelzahn von *P. novaegeorgiensis* ebenso groß wie die darauf folgenden glatten Zähne, während der Mittelzahn bei *tayloriana* kleiner ist. Die Radula hat 110–120 Querreihen, die sich in einem Winkel von etwa 140° in der Medianlinie schneiden. Die halbe Querreihe im mittleren Abschnitt der Radula hat 32–34 Zähne. Auf den glatten spatelförmigen Mittelzahn folgen etwa 8 ebenso geformte Zähne, dann 16 Zähne mit einem Mesokonus, einem größeren daumenähnlichen Entokonus und einem kleinen, spitzeren, mehr proximal gelegenen Ektokonus. Die letzten 8 Randzähne sind kleiner, Ento- und Ektokonus sind mehrfach gezähnt (Abb. 14).

Verbreitung: Admiralitätsinseln (Hauptinsel Manus mit den Fundorten Bundralis und Tungon, die kleine vorgelagerte Insel Andra, Insel Paluan, Wild Island [Terra typica von *moseleyi*]), Forsayth-Insel (nördlich von Neu-Pommern). Neu-Mecklenburg (Soos, Ann. Mus. Nat. Hung. 9, p. 355, 1911). Der typische Fundort Neu-Georgien, Salomonen, ist noch nicht wieder bestätigt worden.

14a. *Papuina novaegeorgiensis creta* nov.

Diagnose. Eine Serie (13 Exemplare), die von dem Sammler EICHORN auf den Französischen Inseln nördlich Neu-Pommern gefunden wurde, unterscheidet sich von der Nominatrasse in der Hauptsache durch die größeren Maße. Die Höhe beträgt 15,6–17,7 mm, durchschn. 16,5 mm. Das höchste Exemplar von *P. nov. novaegeorgiensis* erreicht mit 15,3 mm nicht das kleinste Exemplar der Rasse von den Französischen Inseln. Der Durchmesser von *creta* beträgt 24–27 mm, während nur das größte Exemplar von den Admiralitätsinseln einen Durchm. von 24,4 mm hat. — Zu erwähnen wäre noch die Einheitlichkeit in der Zeichnung. Kein Stück hat nur 1 oder 2 Bänder oberseits, sondern meistens 3 oder mehr und auch unterseits statt eines Bandes meistens zwei oder mehr. Die Grundfarbe leuchtet zwischen den Bändern auch nicht klar weißlich-grau hervor wie bei der Nominatrasse, sondern ist meist mit bräunlichen ungleichmäßigen Flecken durchsetzt.

Der Typus befindet sich im Zoologischen Museum Berlin (Höhe 16,6 mm, Durchm. 27 mm).

14b. *Papuina novaegeorgiensis lufensis* Thiele.

*Papuina lufensis* Thiele, Jahrb. f. Zool., Syst. 55, p. 139, Taf. 5, fig. 30, 1928. (Terra typica: Hermit- und Maty-Inseln.)

Nach Vergleich mit dem zahlreichen Material, das mir von der Nominatrasse jetzt vorliegt, möchte ich *P. lufensis* Thiele von den Hermit- und Maty-Inseln, nördlich der Admiralitätsinseln, doch als geographischen Vertreter von *P. novaegeorgiensis* bezeichnen. Die Größe der Embryonalwindungen und die Bänderzeichnung sind dieselben. *P. lufensis* unterscheidet sich von der Nominatrasse durch geringere Maße (Höhe 11 mm, Durchmesser 18 mm). Die Umgänge sind abgeflacht, es ist ein deutlicher Kiel vorhanden. Der Mundsaum ist kaum aufgeschlagen.

Die Radulae beider Rassen zeigen keine konstanten Unterschiede. — Wie THIELE schon mitteilt, ist das einzige Exemplar der Maty-Insel deutlich durch die Größe von den Exemplaren der Hermit-Inseln unterschieden, weicht im übrigen aber durch die kleinere Mündung und den schwachen Mundsaum deutlich von der Nominatrasse ab.

15. *Papuina (Megalacron) klaarwateri* I. Rensch.

*Papuina klaarwateri* I. Rensch, Zool. Anz. 95, p. 187–188, Abb. 2, 1931. (Terra typica: Admiralitätsinseln [Bundralis auf der Insel Manus].)

Aus der Sammlung des Baseler Museums liegen mir von dieser schönen Art noch 6 Exemplare von Tungon auch auf der Insel Manus,

von Dr. BÜHLER gesammelt, vor. Pater KLAARWATER sandte auch noch weitere Exemplare. Die meisten entsprechen den typischen *klaarwateri*-Exemplaren. Sie haben den violettbraunen Apex, auf den oberen Umgängen ist die Grundfarbe weißlich gelb, auf dem letzten chromgelb und oberhalb der Peripherie und unterhalb der Naht befindet sich eine dunkelrotbraune Bänderung. Bei einem Stück ist das Band oberhalb der Peripherie 4 mm breit, so daß nur ein schmaler Streifen chromgelber Grundfarbe sichtbar bleibt. Zwei Exemplare von Tungon sind nun ganz melanistisch gefärbt. Sie sind außerdem auch kleiner, durchschnittlich festschaliger und haben nur 4 anstatt  $4\frac{1}{2}$  Umgänge. Der letzte Umgang ist etwas stumpfkantig, der Mundsaum nur ganz schwach aufgeschlagen. — Höhe 11,4–13,8 mm, Durchm. 16–20,6 mm.

Die großen Embryonalwindungen deuten auf eine Verwandtschaft mit *P. novaegeorgiensis* (Cox), *P. bühleri* I. Rensch und *P. globula* I. Rensch (Untergattung *Megalacron*, s. u.).

Verbreitung: Admiralitätsinseln (Hauptinsel Manus mit den Fundorten Bundralis und Tungon).

#### 16. *Papuina (Megalacron) globula* I. Rensch.

*Papuina globula* I. Rensch, Zool. Anz. 92, p. 226, Abb. 1, 1930. (Terra typica: Neu-Pommern [Pulie-Fluß am Kap Merkus].)

Außer den 6 Exemplaren, die Pater SCHNEIDER von *P. globula* am Kap Merkus gesammelt hat, hat Dr. HEDIGER, Basel, 1 Exemplar etwas östlicher am Mövehafen gefunden. Dieses Stück entspricht in seiner kugelig-kegelförmigen Gestalt mit den großen Embryonalwindungen den typischen Exemplaren, verschieden ist aber der lachsfarbene Mundsaum und Apex und die stärker ausgeprägte Runzel-skulptur, die in Spiralstreifen auf dem letzten Umgang angeordnet ist.

In der Diagnose hatte ich *P. globula* in die Nähe von *P. inquirenda* I. Rensch gestellt. Anatomische Untersuchung und zahlreicheres Material dieser letztgenannten Art haben aber zur Aufstellung einer Untergattung, die zwischen *Papuina* und *Crystallopsis* steht, Veranlassung gegeben. — Ich möchte demnach *P. globula* in die Nähe von *P. novaegeorgiensis*, *P. bühleri* und *P. klaarwateri* stellen, die sich beide durch die besonders großen Embryonalwindungen auszeichnen, und sich dadurch als besondere Gruppe der Gattung *Papuina* herausheben (*Megalacron*). Höhe 24–27,2 mm, Durchm. 31,3–33,5 mm.

Verbreitung: Neu-Pommern (Kap Merkus, Mövehafen).

### 17. *Papuina (Megalacron) bühleri* I. Rensch.

*Papuina bühleri* I. Rensch, Zool. Anz. 102, p. 315–316, Abb. 3, 1933. (Terra typica: Manus, Admiralitätsinseln.)

Der Diagnose ist nichts weiter hinzuzufügen. — Daß diese Art in der Nähe von *P. globula* I. Rensch von Neu-Pommern steht, hatte ich bereits erwähnt. Sie hat aber einen Umgang mehr. Die Embryonalwindungen sind relativ nicht ganz so groß. Die Art hat keine Runzel-skulptur, aber eine deutliche kalkweiße, fleckige Zickzack-Zeichnung auf unklarer bräunlichgrauer Grundfarbe. — Höhe 25,2–27,8 mm, Durchm. 31,8–33,9 mm.

Verbreitung: Admiralitätsinseln (Manus mit dem Fundort Tungan).

### 18. *Papuina alfredi* Cox.

*Helix alfredi* Cox, Proc. Zool. Soc. London 1877, p. 233, Pl. 34, fig. 1, 1a. (Terra typica: Salomons-Inseln.)

*Helix Alfredi* Cox var. *trichroa* Martens, Conch. Mitth. 1, p. 5–6, T. 2, fig. 8–10, Cassel 1880.

*Papuina alfredi* I. Rensch, Revue Suisse Zool., im Druck.

Wie ich an anderer Stelle (l. c.) ausführe, bedarf der Nachweis des Vorkommens dieser Art auf Neu-Mecklenburg der Bestätigung. Wahrscheinlich ist sie auf Buka beschränkt.

### 19. Rassenkreis *Papuina (Rhytidoconcha) inquirenda* I. Rensch.

*Rhytidoconcha* I. Rensch, Zool. Anz. 102, p. 313–315, Abb. 1 und 2 (Anatomie), 1933.

Die Untergattung *Rhytidoconcha* ist von der Untergattung *Papuina* s. str. in der Hauptsache durch die Radula unterschieden. Die Schneiden der Mittelzähne sind konkav. Von den Seitenzähnen hat der zweite (selten der erste), der auf den Mittelzahn folgt, einen doppelgezähnten Entokonus, während bei *Papuina* s. str. ein Entokonus völlig fehlt oder jedenfalls ungezähnt ist. Sonst ist *Rhytidoconcha* charakterisiert durch die Kleinheit der Schale und ihre ungleichmäßig derbe Runzelstruktur, sowie durch die relativ großen Embryonalwindungen und die geringe Umgangszahl. Die Untergattung enthält bisher nur einen Rassenkreis.

#### 19a. *Papuina (Rhytidoconcha) inquirenda inquirenda* I. Rensch.

*Papuina inquirenda* I. Rensch, Zool. Anz. 85, p. 49, Abb. 1, 1929. (Terra typica: St. Matthias, vgl. I. Rensch 1933.)

Diese Rasse wurde ursprünglich mit der etwas ungenauen Fundortsangabe „St. Matthias oder Squally-Inseln“ publiziert. Inzwischen

sammelte Herr Dr. BÜHLER die Art auf St. Matthias. Da diese Stücke von der typischen Serie in keiner Weise abweichen, möchte ich deshalb die *Terra typica* auf St. Matthias beschränken. — Höhe 9,5–11 mm, durchschn. 10,4 mm, Durchm. 11–13,2 mm, durchschn. 11,9 mm.

Genitalien und Radula wurden bereits genauer beschrieben und abgebildet (l. c. 1933).

19b. *Papuina (Rhytidoconcha) inquirenda confirmata* I. Rensch.

*Papuina (Rhytidoconcha) inquirenda confirmata* I. Rensch, Zool. Anz. **102**, p. 315, 1933. (*Terra typica*, Admiralitätsinseln [Manus mit dem Fundort Iriu].)

Diese Rasse der Admiralitätsinseln ist von der Nominatrasse hauptsächlich durch die größeren Maße unterschieden. Auch hat die Rasse 4 anstatt  $3\frac{1}{2}$  Umgänge. Die Mündungsform ist mehr elliptisch als rundlich. Der Mundsaum ist durchschnittlich etwas breiter. Auch fehlt im allgemeinen hinter der Mündung die wulstartige Verdickung der Nominatrasse. Die Skulptur ist derber und knötchenartiger. — Höhe 12,1–14 mm, durchschn. 13,1 mm, der Durchm. 13,2–15,8 mm, durchschn. 14,4 mm.

Verbreitung: Admiralitätsinseln (Hauptinsel Manus).

Liste der von L. PFEIFFER fälschlich für die Admiralitätsinseln angegebenen *Papui*nen.

Die folgenden *Papuina*-Formen wurden von L. PFEIFFER irrtümlicherweise mit der Fundortsbezeichnung „Admiralitätsinseln“ publiziert<sup>1)</sup>. Die wahre Heimat konnte inzwischen bereits in fast allen Fällen ermittelt werden. Ich habe sie in Klammern beigelegt.

1. *Papuina lambei* (Neu-Pommern, Neu-Mecklenburg).
2. *Papuina flexilabris* (vgl. p. 459).
3. *Papuina fringilla* (Salomonen).
4. *Papuina meta* (Salomonen).
5. *Papuina plagiostoma* (Salomonen).
6. *Papuina phthisica* als Synonym von *P. vexillaris* (Salomonen).
7. *Papuina congrua* (im British Museum liegt ein Exemplar mit dem Fundort „Louisiden“).
8. *Papuina sachalensis* (vielleicht auch eine Salomonen-Form).
9. *Papuina nigrofasciata* (vielleicht auch nur eine Salomonen-Form).

<sup>1)</sup> Vgl. Malakoz. Blätter **3**, p. 237–240, 1857; *ibid.* **6**, p. 14, 1860. — Proc. Zool. Soc. Lond. **1863**, p. 524.

### III. Zur Systematik und Tiergeographie der Gattung *Papuina*.

Bei der Untersuchung der *Papuina*-Formen des Bismarck-Archipels konnten 7 Arten und 15 geographische Rassen neu beschrieben werden. 4 bisher als Arten gültige Formen wurden als geographische Rassen erkannt, 7 Arten und 1 Rasse mußten gänzlich als synonym erklärt werden und 12 Formen konnten erstmalig anatomisch untersucht werden (von einer davon nur erst die Radula). Da ich auch von den Salomonen in letzter Zeit die meisten *Papuina*-Arten eingehender untersuchen konnte, wobei ebenfalls unsere Kenntnis in anatomischer und systematischer Beziehung sehr vermehrt wurde<sup>1)</sup>, so ist jetzt für die systematische und tiergeographische Beurteilung eine völlig neue Grundlage geschaffen.

Es werden zur Zeit etwa 180 Arten bzw. Rassenkreise unter der Gattung *Papuina* vereinigt, die bekanntlich z. T. außerordentlich verschiedene Schalenform aufweisen. Die Ausprägung von Genitalien und Radula, die bisher bei etwa 49 Rassenkreisen bzw. Arten studiert werden konnten, bestätigen aber, daß es sich hier tatsächlich um nächstverwandte Formen handelt. Allerdings läßt sich diese Formenfülle auf Grund anatomischer und conchologischer Sondermerkmale in einige größere Gruppen gliedern, die man wohl späterhin z. T. zu besonderen Gattungen erheben muß. Nun ist die Anzahl nur erst nach der Schale bekannter Arten aber noch so groß, daß eine endgültige Aufteilung der Gattung *Papuina* verfrüht wäre. Ich möchte deshalb die neuen conchologischen und anatomischen Erkenntnisse nur erst in der Weise auswerten, daß ich besondere Gruppen charakterisiere, die man wohl vorläufig am besten mit Untergattungsnamen belegen wird. Es ist auffällig, daß die meisten dieser Gruppen auch geographisch enger umgrenzte Gebiete einnehmen, daß also die heute mit Recht so stark beachtete geographische Betrachtungsweise der Formen auch noch für die Kategorien oberhalb von Rassenkreis und Artenkreis von Bedeutung ist.

So lassen sich bis jetzt mindestens die folgenden 9 Gruppen unterscheiden.

<sup>1)</sup> Vgl. I. RENSCH, Studies of *Papuina* and *Dendrotrachus* from the Solomon Islands based on the collections of the Whitney-South-Sea Expedition. Bull. Am. Mus. Nat. Hist, im Druck. — I. u. B. RENSCH, Systematische und tiergeographische Studien über die Landschnecken der Salomonen auf Grund der Sammlungen von Dr. E. PARAVICINI und Dr. H. HEDIGER, Teil 1, Revue Suisse Zool. im Druck.

1. Subgenus *Papuina* s. str. Martens 1861. — Typus: *Helix lituus* Lesson. — Von der typischen Art ist leider die Anatomie noch nicht bekannt. Wohl aber wurden Genitalien und Radula beschrieben von den in der Schale sehr ähnlichen und daher wohl nächstverwandten Formen *P. taumantias* (Tapp. Can.), *P. meditata* (Tapp. Can.), *P. ridibunda* (Tapp. Can.) (Ann. Mus. Civ. 19, p. 141, 142, 144, 1883). Die Genitalien sind vor allem durch ein kleines Flagellum ausgezeichnet, das den für den Bismarck-Archipel und die Salomonen typischen Arten fehlt. Ein Flagellum findet sich nun auch bei fast allen anderen anatomisch bekannten *Papuinen* des Neuguinea-Gebietes, wie *P. novoguineensis* (Pfr.), *P. brazierae* (Brazier), *P. gestroi* (Tapp. Can.) (vgl. Ann. Mus. Civ. 19, p. 146, 152, 150, 1883), *P. lousiadensis* (Forbes), *P. trobriandensis* (Hedley), *P. woodlarkiana* (Sow.), *P. boyeri* (F. u. B.) (vgl. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales [2], 6, p. 689–691, pl. 38–43, 1891), *P. chapmanni* (Cox), *P. zeno* (Braz.), *P. gurgusti* (Cox) (vgl. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales [2], 9, p. 388, 387, Pl. 25–26, 1894), *P. lacteolata*. Man wird also alle diese Formen zur Untergattung *Papuina* s. str. zusammenfassen können. Auf Neu-Pommern haben interessanterweise nur *P. w. wiegmanni* und *P. tayloriana septentrionalis* ein Flagellum, d. h. die beiden Formen, die in einen neuguineischen Rassenkreis gehören.

Da auch *P. tayloriana* ein Flagellum besitzt, wäre die auf diese Art begründete Untergattung *Rhynchotrochus* Möllendorff 1895 als Synonym anzusprechen. Es ist allerdings nicht völlig ausgeschlossen, daß *Papuina* s. str. auf Grund von Radula und Schale noch einmal untergeteilt werden muß. *P. tayloriana* hat nämlich Mittelzähne mit auffällig gerade abgestutzter Schneide, während andere *Papuina*-Arten von Neuguinea mehr lanzettförmige Mittelzähne haben (z. B. *P. lacteolata*). Leider sind TAPPARONE-CANEFRIS Radula-Darstellungen zur Beurteilung ungenügend (z. T. wohl auch falsch: statt der Schneiden der Zähne wurden nur die Linien gezeichnet, die an der Basis der Zähne auftreten).

2. Wie ich durch Untersuchung eines von Herrn G. STEIN auf Japen gesammelten Exemplares feststellen konnte, hat *P. leonardi* (Tapp. Can.) kein Flagellum. Sie kann also nicht zu *Papuina* s. str. gerechnet werden. Es ist möglich, daß *P. leonardi* einer besonderen Gruppe angehört, der evtl. auch *P. turris* (H. Ad.), *P. hedleyi* (Smith), *P. pythonissa* (Tapp. Can.) und Verwandte angehören. Es ist aber auch möglich, daß hier eine nähere Verwandtschaft mit den hochgewundenen Formen des Bismarck-Archipels vorliegt (*P. hindei*, *P. novaepommeraniae* usw.), die ja auch kein Flagellum besitzen (s. u.).



3. *Papuina vitrea*-Gruppe. — Von den auf den Nord-Molukken beheimateten Papuinen ist nur erst *P. vitrea* (Fér.) anatomisch untersucht (F. WIEGMANN, Abh. Senck. Nat. Ges. 24, p. 508, Taf. 31, fig. 1–11, 1898). Für diese Art ist kein Flagellum angegeben worden. Es ist damit wahrscheinlich, daß auch die anderen Molukkenformen und vielleicht auch einige von West-Neuguinea kein Flagellum besitzen. Solange dies nicht untersucht worden ist, möchte ich aber von der Aufstellung einer neuen Untergattung absehen.

E. v. MARTENS gab zwar als Typus seiner Gattung *Cymotropis Helix vitrea* Fér. an, doch beschrieb er in der Gattungsdiagnose die Merkmale von *Helix antrorsa* Pfr. vom Haman-Island (= Hammond-Isl.), Salomonen. Dieser Irrtum wurde von MARTENS selbst erkannt und handschriftlich im Berliner Museums-Exemplar von ALBERS' „Heliceen“ vermerkt.

4. Für die in Australien beheimateten *Papuina*-Arten hat T. IREDALE in leichtfertiger Weise ohne Kenntnis der anatomischen Verhältnisse eine neue Gattung und zwei neue Untergattungen aufgestellt (Rev. Austr. Mus. 19, p. 41–42, 1933). Erst zukünftige Untersuchungen werden entscheiden können, ob etwa einer dieser Namen sich als notwendig erweist. Es sei aber hier schon auf den wichtigen Umstand hingewiesen, daß *Papuina fucata* (Pfr.) in West-Neuguinea (Weyland-Gebirge) von G. STEIN in einer neuen geographischen Rasse gesammelt wurde.

5. Subgenus *Cymotropis* Martens 1860. — Typus: *Helix antrorsa* Pfr. (vgl. das bei der 2. Gruppe Gesagte). Die *Papuina*-Formen der Salomonen haben, soweit bisher bekannt, kein Flagellum. Sie sind also der Untergattung *Papuina* s. str. als besondere Untergattung gegenüberzustellen. Wahrscheinlich kommt hierfür der Name *Cymotropis* in Frage, deren typische Art *antrorsa* aber noch nicht anatomisch bekannt ist. Es läßt sich deshalb auch noch nicht entscheiden, ob etwa *P. hindei*, *P. novaepommeraniae*, *P. pulcherrima*, *P. chancei*, *P. josephi*, *P. phaeostoma* und *P. lambei* aus dem Bismarck-Archipel, die ebenfalls kein Flagellum besitzen, noch zu *Cymotropis* oder zu einer besonderen Untergattung gehören, die dann *Papustyla* (Pilsbry 1893) heißen müßte (Typus: *Cochlostyla hindei* Cox).

6. *Glomerata* subgenus nov. — Diagnose. *Papuina migratoria* (Pfr.) von Guadalcanal (Salomonen) weicht durch ihre anatomischen Verhältnisse so stark von allen übrigen *Papuinen* ab, daß sie als Vertreterin einer besonderen Untergattung betrachtet werden muß. Die Genitalien bilden in ihrem unteren Abschnitt einen eigentümlichen Fadenknäuel (daher die Gattungsbenennung), der dadurch zustande

kommt, daß der Penis und vor allem aber Vagina und Uterushals sowie das Vas deferens unverhältnismäßig lang sind (vgl. Revue Suisse, im Druck).

7. Subgenus *Crystalloopsis* Ancey 1887. — Typus: *Helix hunteri* Cox. — Diese Untergattung ist ziemlich scharf umschrieben und könnte auch heute schon als eigene Gattung behandelt werden. Die Schalen sind charakterisiert durch die geringe Umgangszahl (3–4, ausnahmsweise 5), die relativ großen Embryonalwindungen, die meist glasige Schalenstruktur, die den gewöhnlich lebhaft grünen Körper durchscheinen läßt, und durch die relativ bedeutende Weite des letzten Umganges. Die Genitalien sind charakterisiert durch einen kleinen Fortsatz am Hinterende des relativ kurzen Penis. Die Mittelzähne der Radula haben zu meist konkave Schneiden. Die Untergattung ist auf die mittleren und südlichen Salomonen beschränkt.

8. Subgenus *Rhytidoconcha* I. Rensch 1933. — Typus: *Papuina inquirenda* I. Rensch. — Diese Untergattung wird vorerst nur durch einen einzigen Rassenkreis dargestellt. Die Schale ist charakterisiert durch ihre geringe Größe (Höhe und Durchmesser bei der größeren Rasse unterhalb von 16 mm), durch die großen Embryonalwindungen und die sehr derbe Runzelstruktur. Die Genitalien haben kein Flagellum, auch keinen Fortsatz am Penis. Die Mittelzähne der Radula haben eine konkave Schneide, unterscheiden sich aber von denen von *Crystalloopsis* dadurch, daß der Entokonus in mehrere Spitzen zerlegt ist (der zweite bereits in zwei Spitzen). Die Untergattung findet sich auf St. Matthias und den Admiralitätsinseln.

9. *Megalacron* subgenus nov.-Typus: *Helix novaegeorgiensis* Cox. — Diagnose. Vom Bismarck-Archipel sind bisher 4 *Papuina*-Arten bekannt, die durch besonders große Embryonalwindungen (und damit wohl auch größere und vielleicht an Zahl geringere Eier: vgl. die Notiz bei *P. novaegeorgiensis*) und mehr oder minder gedrückt kugelige Form ausgezeichnet sind. Die Schalen erinnern damit etwas an die von *Crystalloopsis*, von denen sie aber durch größere Schalendicke und meist auch durch ihre lebhaftere Zeichnung unterschieden sind. Vor allem sind aber die Genitalien nicht *Crystalloopsis*-artig, sondern ähnlich denen der anderen *Papuina*-Arten vom Bismarck-Archipel und den Salomonen (vgl. Gruppe 5). Besondere Anhangsorgane sind nicht vorhanden (anatomisch untersucht bisher nur die typische Art). Die Radulazähne sind nun aber ähnlich denen von *P. tayloriana* und *P. wiegmanni* (= *Papuina* s. str.) und nicht denen von *Crystalloopsis* und *Rhytidoconcha*.

Es gehören zu dieser Untergattung außer *novaegeorgiensis* noch *P. globula* I. Rensch, *P. klaarwateri* I. Rensch und *P. bühleri* I. Rensch. —

Die *Papuina*-Arten des Bismarck-Archipels gehören also vier verschiedenen Untergattungen an. Zwei davon, *Rhytidoconcha* und *Megalacron*, sind auf den Bismarck-Archipel beschränkt, eine (*Papuina* s. str.) findet sich sonst nur im Neuguinea-Gebiet, die 4. schließlich auch auf den Salomonen (doch ist hier die Abgrenzung einiger Formen als Untergattung *Papustyla* zu bedenken). Die schon durch die beiden endemischen Subgenera angedeutete Selbständigkeit der Bismarck-Archipel-*Papuin*en wird noch deutlicher, wenn wir die Verbreitung der Rassenkreise und Arten betrachten. Nur der *tayloriana*- und *wiegmanni*-Rassenkreis kommen außer auf Neu-Pommern auch in Neuguinea vor. Alle übrigen Rassenkreise und Arten sind auf den Bismarck-Archipel beschränkt. (Das Vorkommen von *P. chancei* auf den Salomonen bzw. von der salomonischen *P. alfredi* auf Neu-Mecklenburg ist unwahrscheinlich [s. o.]). (Man beachte auch die auf p. 483 gegebene Liste der irrtümlich von L. PFEIFFER für den Bismarck-Archipel angegebenen Formen.)

Auch innerhalb des Archipels weisen wiederum die 3 Hauptinseln eine gewisse Selbständigkeit auf. Auf Neu-Pommern befinden sich 3 endemische Arten (*novaepommeraniae*, *josephi*, *globula*), auf Neu-Mecklenburg 2 (*suprapicta* und *coniformis*), die aber späterhin vielleicht in den *lambei*- bzw. *phaeostoma*-Rassenkreis einbezogen werden müssen. und auf den Admiralitätsinseln 3 sehr stark differenzierte (*klaarwateri*, *bühleri*, *pulcherrima*). Von den übrigen Rassenkreisen bzw. Arten kommen 2 auf allen 3 Inselgruppen vor (*lambei*, *novaegeorgiensis*), 3 finden sich nur auf Neu-Pommern und Neu-Mecklenburg (*chancei*, *hindei*, *fergusoni*), ein Rassenkreis ist Neu-Mecklenburg und den Admiralitätsinseln gemeinsam (*phaeostoma*) und 1 Rassenkreis ist nur von den Admiralitätsinseln und St. Matthias bekannt (*inquirenda*). (Für die palaeogeographischen Folgerungen aus diesen Verbreitungstatsachen sei auf den 4. Teil dieser Arbeit verwiesen, in dem alle Landschnecken gemeinsam behandelt werden.)

## Referate.

**F. Werner:** Scorpiones, Pedipalpi. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 5, Abt. 4, 8. Buch, Lfg. 1, p. 1-160. Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig 1934. Brosch. 19.00 RM.

Die vorliegende Lieferung ist um so mehr zu begrüßen, als bisher kein zusammenfassendes Werk bestand, in dem gleichzeitig Morphologie, Anatomie, Entwicklungsgeschichte, Systematik und Tiergeographie der Skorpione ähnlich eingehend behandelt wurden. Die Artensystematik wird nicht berücksichtigt, wohl aber die Literatur, soweit sie für dieses Gebiet nach der Kraepelinischen Bearbeitung (1899) erschienen ist, in dem umfangreichen Verzeichnis zusammengestellt. Außer der Kennzeichnung der Gruppe, einem kurzen geschichtlichen Überblick und einem ausführlichen Literaturverzeichnis behandelt diese Lieferung die Organisation. In einzelnen Kapiteln kommen zur Erörterung: Körpergliederung, Stridulationsorgane, Muskelsystem, Nervensystem, Sinnesorgane, Darmsystem, Blutgefäßsystem, Atmungssystem, Coxaldrüse, Lymphatische Drüsen, Giftdrüsen, Fettkörper und Genitalsystem (z. T.). 138 meist aus der Literatur übernommene Textabbildungen dienen zur Erläuterung der oft komplizierten Verhältnisse.

Bischoff.

**B. Rensch:** Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien. 116 S., 22 Textfig. Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig 1934. Brosch. 6.20 RM.

Noch immer sieht man namentlich auf jenen Gebieten der zoologischen Systematik, wo es dem Liebhabersammler ein leichtes ist, sich beschreibend betätigen zu können — ich denke hier ganz besonders an die Entomologie —, wie eine große Unklarheit bzw. der unteren systematischen Kategorien herrscht. „Varietäten“ als solche spuken herum, Individuen werden mit Namen belegt, Arten werden unzureichend beschrieben. Die Autoren machen sich keine weiteren Gedanken über ihr leichtsinniges Vorgehen, mit dem sie nur zu oft Verwirrung statt Klarheit schaffen. Es fehlt ihnen an den für ein wirklich fruchtbringendes systematisches Arbeiten nötigen allgemeinen Grundkenntnissen, wie sie z. B. beim Arbeiten an größeren zoologischen Sammlungen erworben werden. Aus solchen Erfahrungen heraus ist die vorliegende Schrift entstanden und nun berufen, nicht nur dem Anfänger in systematischen Arbeiten Richtlinien zu geben, sondern auch den erfahreneren Spezialisten älterer Schule zu einer Revision seiner Arbeitsmethodik anzuregen. Die Kapitelüberschriften mögen kurz den Inhalt wiedergeben: Die allgemeinbiolog. Bedeutung des Studiums der untersten systematischen Kategorien; der normale Entwicklungsgang in der Erforschung einer Formengruppe; generelle Anwendung d. geograph. Prinzips; Terminologie d. untersten systemat. Kategorien; Neubeschreibung und Revision von Formen; Nomenklaturregeln; das Genus geographicum als

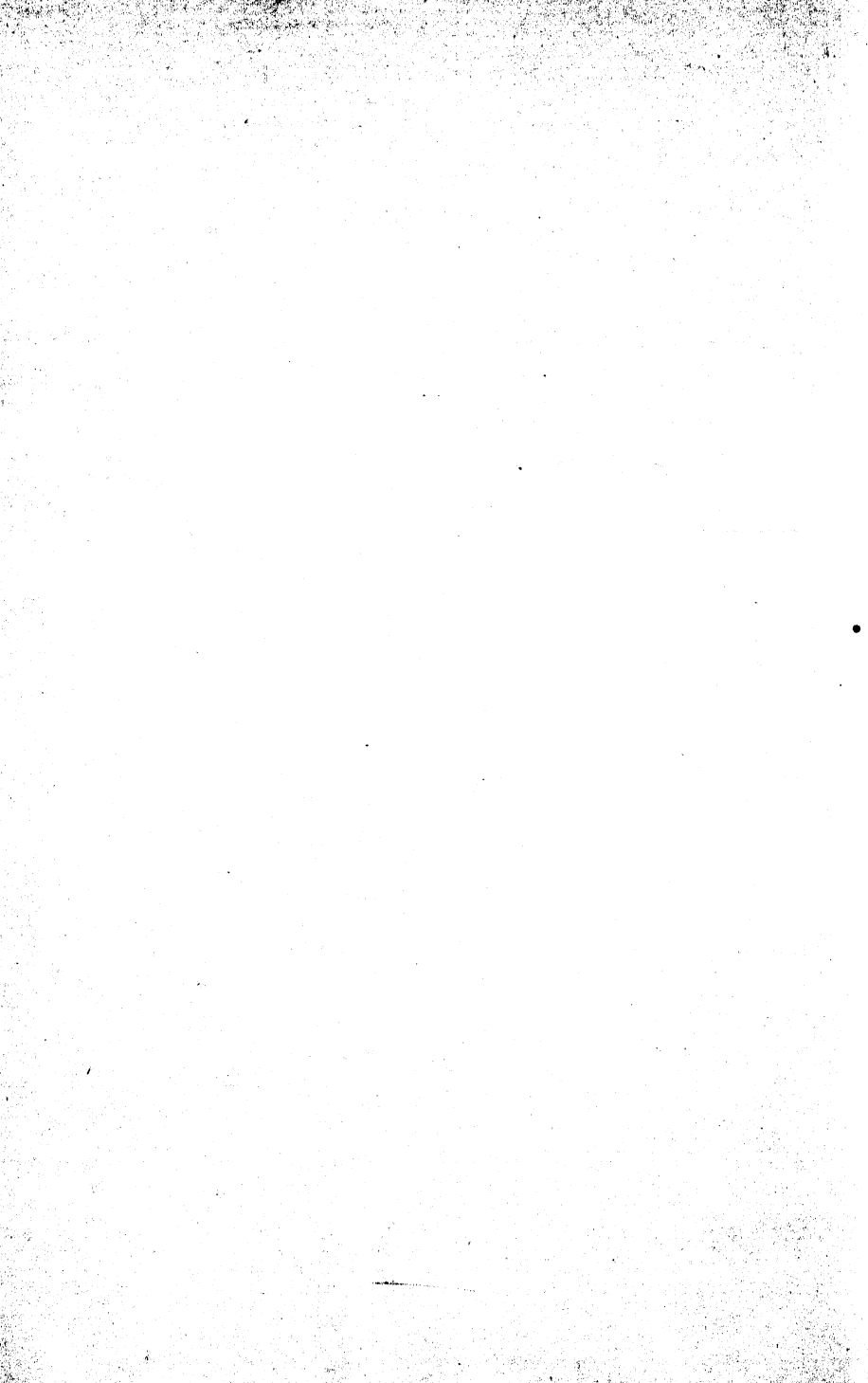
Grenzfall; die Bedeutung der individuellen und der zeitlichen Variabilität; die Abgrenzung der ökolog. Variabilität; geograph. Rassen in statu nascendi; terminolog. Versuche zur feineren Differenzierung der untersten Kategorien; der taxonom. Wert der Merkmale; die höheren systemat. Kategorien; Anwendungsmöglichkeit moderner systemat. Prinzipien in der Paläontologie; Anwendungsmöglichkeit der zoolog.-systemat. Prinzipien in der Botanik; Maximen für angehende Systematiker.

Im Interesse der Vertiefung der Systematik können wir der vorliegenden Schrift nur weiteste Verbreitung wünschen. Bischoff.

**W. Meise:** Die Vogelwelt der Mandschurei. Abhandl. u. Ber. Mus. f. Tierk. u. Völk. Dresden, Bd. XVIII, Nr. 2, 86 pp. (4°). B. G. Teubner, Leipzig. Geh. 20.00 RM.

Das mandschurische Gebiet ist in tiergeographischer Beziehung von großer Bedeutung: hier stoßen die sibirischen Steppen-Elemente mit den borealen Elementen der Waldzone des Großen Chingan und mit den chinesischen Tieflandselementen zusammen, während andererseits eine besondere mandschurische Laubwald-Fauna abgegrenzt werden kann. Eine eingehende faunistische Durchforschung dieses Gebietes ist also sehr wünschenswert. Am besten ist bisher wohl die Vogelwelt bekannt, über die W. Meise in der vorliegenden Arbeit auf Grund einer umfangreichen Sammlung W. Stötzners (2400 Bälge) zusammenfassend berichtet. Es werden 333 Vogel-Rassenkreise bzw. Arten behandelt, deren geographische Rassen-Bildung die Verschiedenartigkeit der Biotope widerspiegelt. — Mit großer Sorgfalt hat der Autor dabei die systematischen Beziehungen im einzelnen untersucht, neue Rassen beschrieben und Verbreitungsangaben ergänzt. Eine ökologisch-tiergeographische Analyse der Vogelfauna wird wegen der mangelnden Kenntnis des Landes noch nicht versucht. B. Rensch.





# **Chekiang als NO-Pfeiler der Osthimalayana (auf Grund von Lepidopterenökologie und Verbreitung).**

Von

**Dr. R. Mell, Berlin-Frohnau.**

Mit 6 Abbildungen im Text.

## **Inhaltsverzeichnis.**

Vorbemerkungen . . . . .	491
I. Zoogeographische Elemente, Tabelle der biogeographischen Einheiten in der Chekianger Lepidopterenfauna . . . . .	493
II. Verbreitungswege der verschiedenen Faunenelemente, von Tropisten, OH-Deszendenten, paläarktischen Formen, Chekiang als Grenzgebiet	506
III. Spezies mit riesenräumigen Arealen, Tropisten, eurasiatische, pazifisch paläarktische Formen . . . . .	514
IV. Expansion nach der Richtung des geringsten biologischen Widerstandes, Paläarktiker in Tropenrandgebieten, Tropisten . . . . .	519
V. Andere Faktoren bestimmen die Arealgrößen, <i>Delias</i> , <i>Dercas</i> , <i>Aporia</i> ; Areal und Flugzeit; erdgeschichtliche Vorgänge; subspezifische Areale und Flugzeit u. ä. . . . .	524
Zusammenfassung . . . . .	529
Faunistische Nachweise, Literatur . . . . .	530

## **Vorbemerkungen.**

In früheren Arbeiten [6 u. 8] wurde auf Grund der Verbreitung seiner Reptilien eine zoogeographische Gliederung Chinas versucht, deren Hauptergebnisse in Abb. 1 wiedergegeben sind.

Die bei einer Südnordwanderung durch Kwangtung stark auffallende Verschiedenheit der Lepidopterenfaunen im Süden (Tropis: durch klimatische<sup>1)</sup> und menschliche Einwirkungen verarmte Grenzmark der indochinesischen Provinz der hinterindisch-malayischen Subregion) und Norden (besonders durch physikalische<sup>2)</sup> und menschliche Ein-

<sup>1)</sup> Beinahe den Nullpunkt erreichende Minima in der Trockenzeit.

<sup>2)</sup> Verminderung der absoluten Höhen (entweder durch Senkung oder stärkere Abtragung infolge weniger widerstandsfähigen Gesteins) sowohl gegenüber der Küstenzone von Kwangtung, als besonders gegenüber den westlich (Kwangsi) und östlich (Fukien) benachbarten Gebieten.



wirkungen verarmte Unterprovinz der pazifischen Osthimalayana) wurde in einer späteren Arbeit [12] statistisch darzustellen versucht. Diese große Verschiedenheit der Lepidopterenfauna beider Regionen der Provinz bestätigt die auf Grund des Reptilienvorkommens in Kwangtung gewonnenen Erkenntnisse.

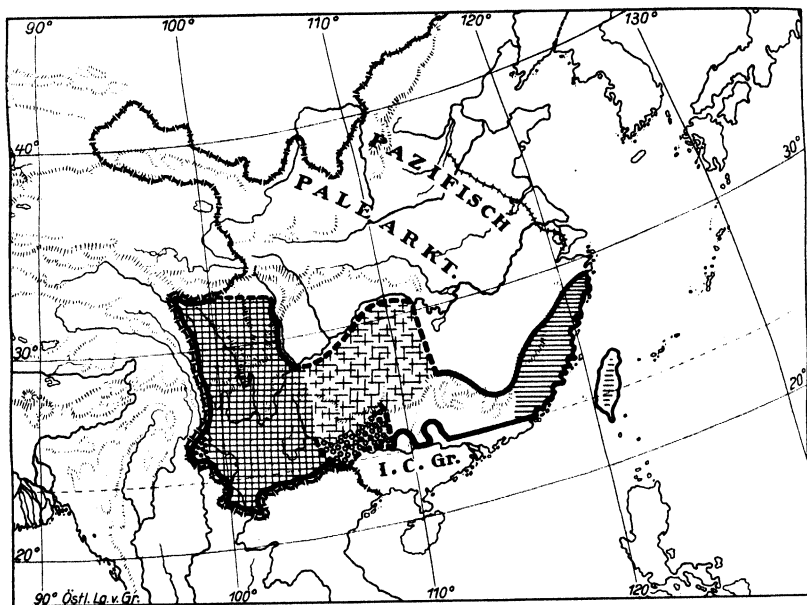


Abb. 1. Karte der chinesischen Osthimalayana.

- |  |                          |                     |
|--|--------------------------|---------------------|
| Anscheinend zur indobirmanischen Provinz gehörendes SW-Yunnan;   | Westchinesische Provinz; | Provinz Kwangsi;    |
| ungenügend bekanntes Gebiet;   | Provinz Kwangtung;       | Pazifische Provinz; |
| <p>--- unsichere Grenzen. I. C. Gr. = Indochinesische Grenzmark der Indomalayischen Subregion (Tropis). Pazifisch Paläarkt. = Pazifisch palaarktisches Gebiet.</p> |                          |                     |

Aus der Provinz Chekiang lagen zoologische Materialien bisher fast nur aus der Umgebung von Ningpo (Snow Valley, Chusan: Koll. CANTOR, FELDER, FORTUNE), vom Mokanshan (nahe Hangchow, 450 m Gipfelhöhe, besonders Koll. SCHMACKER) und Wenchow (Koll. BOWRING) vor. Die herpetologischen Befunde veranlaßten mich — trotz ihrer Dürftigkeit — die Bergländer von Chekiang als nordöstlichen Grenzpfiler der pazifischen Osthimalaya zu bezeichnen.

Herr HÖNE (Shanghai) hat nun gegen Kriegsende (Mo kan shan) und besonders in den Jahren 1930–1932 ganz ungewöhnlich umfangreiche Lepidopterensammlungen aus den Tienmoshan nahe Linanshien

(30° n. Br., 119° östl. L., nächste größere Stadt Hangchow, Gipfelhöhen: Ost-Tienmoshan 1500 m, West-Tienmoshan 1600 m teste HÖNE) zusammengebracht, die unter anderem erlauben, die früher auf Grund herpetologischer Befunde gezogenen Schlüsse an der Hand dieser sehr großen Lepidopterenmaterialien nachzuprüfen.

### I. Faunenelemente.

Es lassen sich folgende zoogeographische Elemente unterscheiden:

**1. Indische (Orientalische) Formen (I).** Sie sind verbreitet durch Britisch Indien, meist einschließlich Ceylon, durch Birma (südlich bis zum Isthmus von Krah = Indisch s. str. oder bis nach Inselindien hinein = Indomalayisch), Tonkin und vielfach weiter östlich. Sie haben ein (ihr) Häufigkeitszentrum in Vorderindien. Der Isthmus von Krah erwies sich für nicht wenige indische und indochinesische Reptilienformen als Südgrenze und damit als Faunenscheide. Für flugkräftige Lepidopteren ist er das weniger, mehr für flugschwache Gruppen, wie für Chalcosiiden (z. B. für die indischen Spezies *Chalcosia panthona* und *Eterusia aedea*, für die indochinesischen *Erasmia pulchella*, *Gynautocera papilionaria*, *Pidorus gemina*, *P. leno* u. a.), für flugunlustige oder ausschließlich waldbewohnende Spezies anderer Gruppen (*Papilio aidoneus*, *Curetis bulis* u. a.).

**2. Hinterindisch malayische<sup>1)</sup> (HM, Nordostindisch malayische) Elemente**, d. s. Spezies, die von Birma südlich nach Inselindien, östlich weiter nach China hinein verbreitet sind und ein (ihr) Häufigkeitszentrum in NO-Indien oder im hinterindisch malayischen Gebiete haben. Auch sie zeigen gegenüber Reptilien eine aus ihrer größeren Fähigkeit zur Raumüberwindung entstandene Neigung zur Expansion und gehen nicht selten oder vielfach am Himalaya weiter westlich, bis zum Kumaon-Himalaya oder bis Kaschmir (I).

**3. Indochinesische Formen (ICh)** sind eine auf Hinterindien und das südliche China beschränkte Untergruppe der vorigen (II). Einige andere Spezies haben ihr Hauptverbreitungsgebiet und Häufigkeitszentrum im subtropischen China, werden nur selten außerhalb von dessen Grenzen angetroffen und sind am besten als „subtropisch chinesisch“ gekennzeichnet (III).

<sup>1)</sup> In der Reptilienarbeit als „Indomalayisch“ bezeichnet. Die hier gewählten Bezeichnungen scheinen eindeutiger.

4. **Papuanisch-malayische Arten** gehen selten bis China und sind z. Z. an die südlichen Küstenrandgebiete gebunden. Es sind die großen Agamiden *Physignathus cocinncinus* (bis zur Canton-Gegend), von Rhopaloceren *Papilio eurypylus* (bis Wenchow) und *Yoma sabina* (ganz selten bis Hongkong). Letztere hat aber — ohne große Zweifel über Südchina — Formosa erreicht. In Formosa, besonders in dessen SO finden sich auch auffallenderweise die beiden papuanischen Spezies *Hestia leuconoe* und *Doleschallia bisaltide*, deren Auftreten dort an die zeitweilige Existenz einer Brücke von Formosa nach den Philippinen zu denken zwingt.

5. Als **Prähimalaya-Formen (PH)** unter den Reptilien wurden Sippen bezeichnet, deren Areal durch das Gebiet der meridionalen Stromfurchen zerrissen scheint, also vor Auftürmung dieser Ketten und anscheinend überhaupt der jungtertiären Faltung dort kontinuierlich war. Die Etikettierung der meisten süd- und ostasiatischen Lepidopteren ist zu ungenügend, um auf Grund von ihr die Artareale als kontinuierlich oder disjunkt bezeichnen zu können (vielleicht sind z. B. *Dahira rubiginosa* und *Chelonomorpha austeni* PH-Formen).

6. **Osthimalaya-Deszendenten (OH)** sind Spezies, die für die höheren Mittelgebirgslagen des östlichen Himalaya, die vertikal entsprechenden Bergländer von Assam, Birma, Tonkin, Westchina, z. T. vom südlichen Mittel-, Süd-, Südostchina und Formosa charakteristisch sind. Sie können dieses ganze Gebiet bewohnen oder vorwiegend auf den westlichen oder auf den chinesischen Teil der Osthimalayana beschränkt sein. Man vergleiche auch S. 497.

Stenohyps altikole OH-Deszendenten, deren Physiologie auf die Umweltfaktoren um 2000 m (bei wesentlich größeren benachbarten Gipfelhöhen) eingestellt ist, blieben nur in den beiden rund 2000 km voneinander entfernten Eckpfeilern der Osthimalayana erhalten, den Hochgebirgsketten zwischen Nepal und Westchina (oder einem Teile davon) einerseits und den Hochgebirgen von Formosa andererseits (IV und Abb. 2). Größer ist die Zahl nicht so ausgeprägt altikoler Formen mit diskontinuierlicher Verbreitung, deren östliches Blockareal Chekiang-Fukien, z. T. auch noch Formosa, umfaßt. Zur Existenz solcher Spezies genügen also Gipfelhöhen um 2000 m (N-Fukien, 25° n. Br.) und 1600 m (Chekiang, 30° n. Br.) und sehr wahrscheinlich auch entsprechende mikroklimatische Verhältnisse (wie scharf zerschlungelte Waldberge) tieferer Lagen (V). Noch größer ist die Zahl der OH-Deszendenten mit mehr oder weniger kontinuierlicher Verbreitung, die sich also auch bei teilweiser Erniedrigung des Raumes zwischen

westlichem und östlichem Blockareal (durch Abtragung oder Senkung) halten konnten, wenn auch vielfach nur sehr insulär oder in geringer Stückzahl. Bei manchen von ihnen (den mehr an die klimatischen Verhältnisse köherer Lagen angepaßten?) bilden die Bergzüge südlich vom Yangtse (Szechwan, Changyang-Kuling) sehr

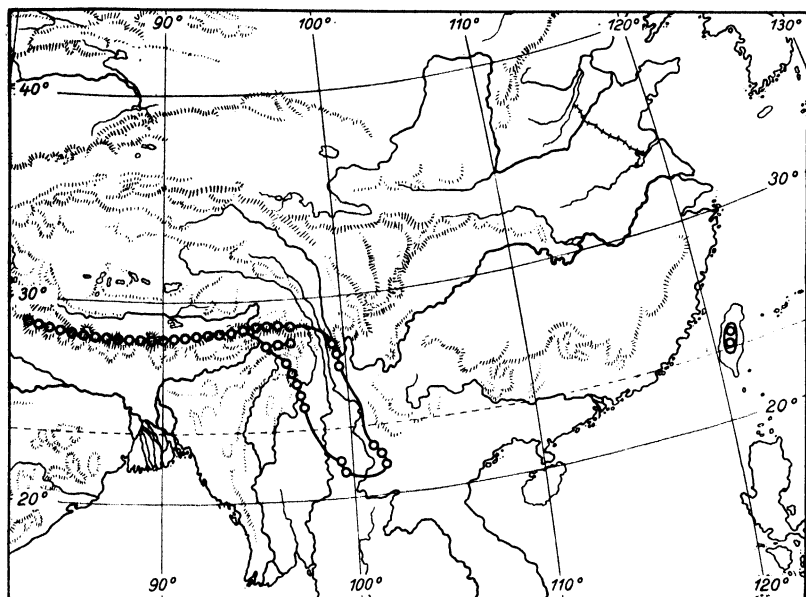


Abb. 2. Stark disjunkte Areale stenohyps altikoler Osthimalaya-Deszendenten. ○○○○○ *Papilio philozenus*: W-Yunnan (Tali-Gebiet, Tseku), Szechwan (Tats., Wass.) — Formosa. — Ähnlich liegen die Areale von *Papilio epycides*: W-Yunnan (Mitu, Tali-Gebiet), Szechwan (Oml, Moupin, Chowpinsha) — Chekiang (Tie), Formosa; von *Campylotes histrionicus*: W-Yunnan, N-Yunnan — Formosa; von *Euthalia tibetana*: NW-Yunnan (Tseku), Szechwan (Tats., Wass.) — Formosa; von *Neochelonia bieti* und *poultoni*: Szechwan (Tats., Kwan) — Chekiang (Tie).

wahrscheinlich auch die Gebirge nördlich vom Strome (Tsinling, Funiushan) gegenwärtig die „Brücke“ zwischen dem west- und ostchinesischen Teilareal (VI und Abb. 3). Bei anderen, anscheinend der größeren Zahl, folgt die Nordgrenze des Areals von Südhupe ab nicht mehr den Randbergen des Yangtsetals, sondern springt nach unsrer gegenwärtigen Kenntnis von Ichang-Changyang nach N-Kwangtung und endet hier oder verläuft auf den Mittelgebirgszügen weiter nach Osten. In Kwangtung reicht es nicht weiter südlich als 24° n. Br., in Fukien geht es bis zur Küste und nordöstlich weiter bis Chekiang (Tie u. a. O.). Diese letzteren Spezies haben also entweder (zum wenigsten in bestimmten Stadien) einen auf höhere Temperaturen oder ge-

ringere Wärmeschwankungen abgestimmten Wärmehaushalt oder sie haben ihr Areal nach Osten vorgeschoben, als der Zerfall der ursprünglichen hohen bewaldeten Mittelgebirgskette zwischen Changyang-Kuling, Anhwei und Chekiang bereits eingetreten war (VII und Abb. 4). Nicht viele OH-Spezies finden sich (nach unserem gegenwärtigen Wissen) sowohl im Gebiet der südlichen, als auch der nördlichen „Brücke“ und

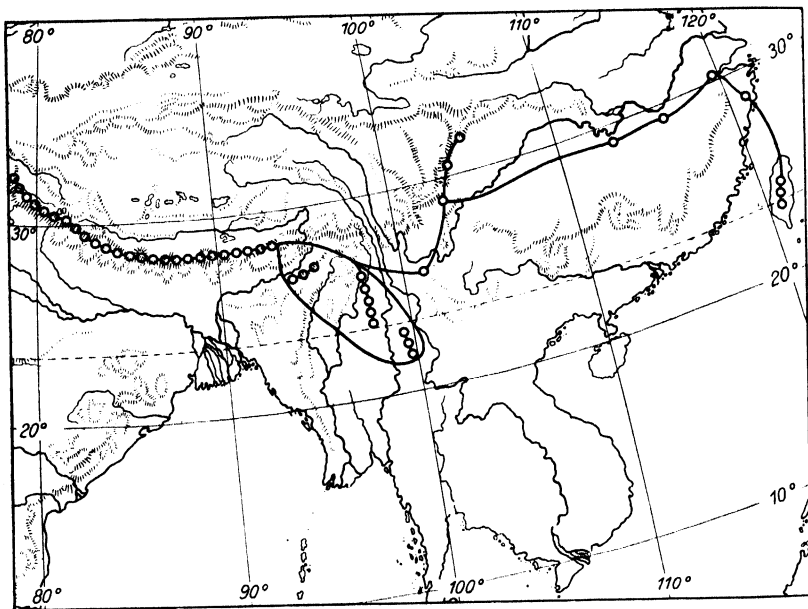


Abb. 3. Osthimalaya-Deszendenten, deren Areal über die Randberge des Yangtsetales nach Osten laufen. ooooo *Papilio cloanthus*: W-Yunnan, Szechwan (Wa, Omi, Kwan, Sungpan) -Changyang-Kuling-Chekiang (Tie)-Formosa. Ähnlich liegen die Areale von *Neope yama*: Oberbirma, (W-Yunnan), Szechwan (Omi, Sungpan) -Changyang-Chekiang (Tie); von *Dilipa fenestra*: Yunnan (Lufeng), Szechwan (Omi) -Chekiang (Tie); von *Callimorpha principalis*: W-Yunnan, Szechwan (Omi, Wa, Kwan) -Changyang-Kuling-Chekiang (Mok, Tie).

sicher auch an zusagenden Örtlichkeiten im Raume zwischen beiden (VIII). Am geringsten scheint die Zahl der OH-Spezies, die auf Formosa und die pazifische Osthimalayana beschränkt sind. Solche sind die Schlangen *Holarchus ornatus* (*musyi* ist als geographische Form des Kontinents betrachtet), *Dinodon ruhstrati* (geht westlich bis Kuling, das also vielleicht als westlichster Punkt der pazifischen Osthimalayana zu betrachten ist), *Boiga kraepelini*. Von Großschmetterlingen sind mir bisher nur *Erasmiphlebohecta picturata* (Chalcos.) und *Fentoniu basinotata* (Notod.) bekannt. Wenn die Lepidopterenfauna Fukiens

besser bekannt ist, werden sich mehr Spezies als auf beide pazifischen Räume beschränkt herausstellen.

Unter Reptilien sind mir OH-Deszendenten, deren Areal über die Bergländer von Chekiang nördlich oder nordöstlich hinausreichte, nicht bekannt geworden. Unter Lepidopteren scheint bei flugkräftigen Arten (Sphingiden, Nymphaliden) solches Vordringen nach Norden nicht

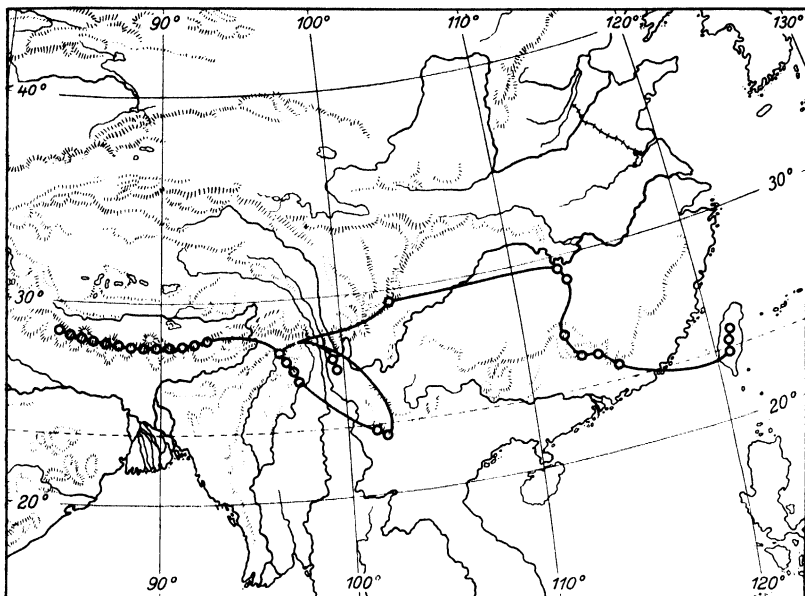


Abb. 4. Osthimalaya-Deszendenten, deren Areale anscheinend über die Wasserscheiden-berge zwischen Yangtse und Sikiang nach Osten laufen. ○○○○○ *Papilio agestor*: W-Yunnan (Lutsekiang, Siaoweishi), Mittel-Yunnan (Peiyentsing), Szechwan (Omi, Kinfushan)-Changyang, Ichang-Nordkwangtung (M. Qu, Dr, Lp) — Formosa. Ähnlich liegen die Areale von *Papilio eurous*: Yunnan, Szechwan (Wu, Tats), Nordkwangtung (M. Lp), (Fukien), Formosa (Arizan u. a.), Chekiang (Tie); von *Euthalia sahadeva*: (Yunnan), Szechwan (Moup, Omi, Siaolu, Mosyn), Kweichowfu, Nordkwangtung (M. Te, Dr, Qu, Lp) — Chekiang (Wench); von *Neorina patria*: Szechwan (Omi, Moup), Nordkwangtung (Dr, Qu); von *Aemonia amathusia*: S-Yunnan, Szechwan (Siaolu, Tats), Nordkwangtung (Gf, M, Qu, Dr, Lp), Chekiang (Wench).

selten, und die Areale solcher Spezies sind wenigstens im Teilverlauf den pazifisch paläarktischen Sippen mit west-östlichem „Gürtelarealen“ recht ähnlich. Zur Entscheidung der Frage, ob bei solch ähnlichem Arealverläufe die betreffenden Faunenelemente als OH- oder PP-Formen anzusprechen sind, läßt sich folgendes sagen. Als OH-Formen kann man solche wenigstens im südlichen Teile ihres Areals berglandbewohnende Arten ansehen, die a) ein (ihr) Häufigkeitszentrum im Himalaya haben (*Papilio agestor*, *P. epycides*, *P. glycerion*, *P. eurous*,

*Euthalia nara*, *E. sahadeva*, *Apatura ulupi* u. v. a.), b) deren Genus- oder Subgenusbereich einen (den) Gravitationspunkt im Osthimalaya hat, auch wenn die betreffende Art selbst nicht („nicht mehr“), nicht häufig oder nicht häufiger als in nördlichen Teilarealen dort vorkommt (*Papilio philoxenus*, *Metaporia largeteau*, *Neorina patria*, *Dilipa fenestra*, *Euthalia thibetana*, *E. undosa*, *E. irrubescens*, die Gattung *Calinaga*,

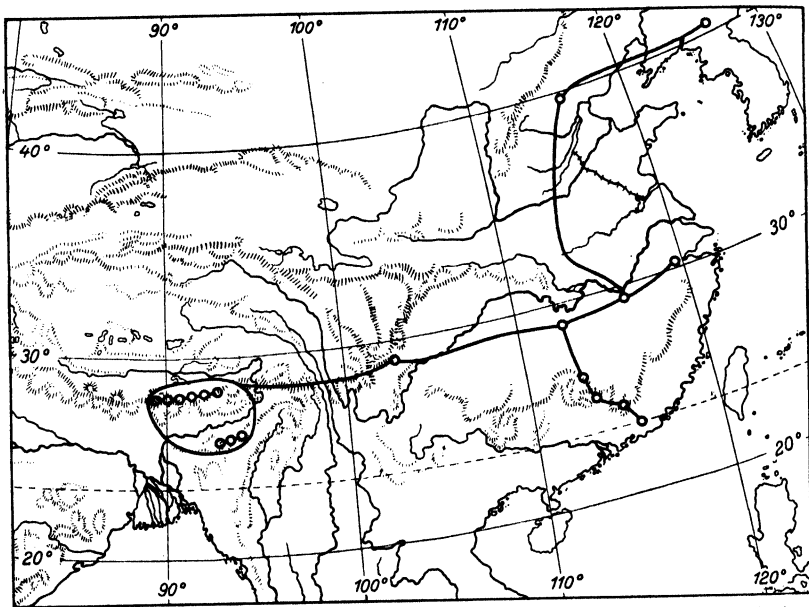


Abb. 5. Ähnlicher Arealverlauf bei OH-Deszendents und PP-Formen. ooooo *Clanis undulosa*: Sikkim, Assam (Birma, Tonkin, Yunnan), Nordkwangtung (M, Qu, Dr, Lp), anscheinend auch Südkwangtung (Lof), Szechwan (Moup), Süduhupe (Changyang), Nordkiangsi (Kul), Chekiang (Mok, Tie), Chihli (Peping), Nordkorea. Ähnlich liegen die Areale von *Marumba sperchius*: Himalaya, Yunnan (Chustungfu), Szechwan (Omi), Südhunan (Hengchow), Nordkwangtung (Dr, Lp), Kiangsi (Kul), Chekiang (Tie), Chihli (Peping), Mandschurei, Ussurigebiet, Japan; von *Langia zeuzeroides*: Himalaya, Yunnan (Santenka), (Szechwan, Changyang), Südhunan (Hengchow), Nordkwangtung (Qu, Dr, Lp), (Fukien, Chekiang), Japan; von *Acosmeryx naga*: Himalaya, (Yunnan, Nordkwangtung (Sg, Dr), (Fukien), Chekiang (Tie), Japan. Ähnlich liegen auch die Areale der pazifisch paläarktischen Elemente *Ampelophaga rubiginosa*: Himalaya, W-Yunnan (Tali-Gebiet), Szechwan (Omi), Nordkwangtung (Sg, Gf, M, Te, Dr), (Fukien), Formosa, Chekiang (Tie), Kiangsu (Shanghai-Gebiet), Shantung (Tsingtao), Chihli (Peping), Mandschurei, Korea, Ussurigebiet, Japan; ferner *Phyllospingia dissimilis* (PP): Ussurigebiet, Japan, Korea, Chihli (Peping), Chekiang (Tie), Kuling, Südhunan (Hengchow), (Szechwan, Yunnan), „N-Indien“.

*Abrota pratti*, *Epicopeia caroli*, *Actias dubernardi* u. v. a.). Die auf Abb. 5 behandelten Spezies sind als OH betrachtet, a) weil ihre Häufigkeit nach dem Osthimalaya zu größer wird (*Clanis undulosa*, *Acosmeryx naga*), b) weil ihre Größenzunahme nach der gleichen Richtung hin beträchtlich ist (Osthimalaya, z. T. auch Westchina: *Clanis undulosa*,

*Acosmeryx naga*, *Marumba sperchi*), c) weil die Gattung ein Zentrum ihrer Verbreitung in NO-Indien, insbesondere im Osthimalaya hat (*Clanis*, *Acosmeryx*, *Marumba*), d) weil alle genannten Spezies im Himalaya weit nach Westen gehen, während paläarktische Spezies anscheinend den Himalaya entweder im Westen (Kachmir) oder im Osten (via Yunnan, Südtibet, Oberbirma) berühren, aber nicht auf ihm entlang verbreitet sind. Aus letzterem Grunde, nach Nährpflanze (*Juglans*), größerer Häufigkeit im Norden und etwas geringerer Größe im Süden ist *Phyllosphingia* als PP-Element betrachtet. Obwohl das Zentrum des Gattungsareals im Osthimalaya liegt, ist auch *Ampelophaga rubiginosa* als PP bezeichnet, weil sie im Osthimalaya und überhaupt im Süden deutlich seltener und etwas kleiner ist als in nördlicheren pazifischen Teilarealen. Bei der an holarktischen *Prunus-Pirus*-Arten fressenden *Langia* nehmen Vorderflügelänge und Häufigkeit nach NO-Indien hin zu. Ausschlaggebend für ihre Einreihung bei den OH war ihre beinahe winterliche Flugzeit (in Kwangtung Februar, März).

**Nordostindisch (hinterindisch) malayische Bergwaldtiere.** Der für OH im allgemeinen charakteristische „Weg“ nach Norden ist der über Oberbirma, W-Yunnan, Szechwan. Meist tritt erst in der Gegend des mittleren östlichen Szechwan (Omi-, Washangebiet), z. T. erst um Changyang eine Trennung in weiter östlich oder weiter südöstlich gehende Arten ein. Die Areale mancher bergwaldbewohnender Spezies im geographischen Raume der Osthimalayana gehen aber nicht über Yunnan, sondern auf den Grenzbergen zwischen Birma-Tonkin einerseits und Yunnan andererseits nach Osten. Auf chinesischem Gebiet gehen sie am Ostabfall des Yunnanplateaus (auf den Grenzgebieten gegen Kwangsi-Kweichow) nach Norden oder (und) in den Mittelgebirgen von Kwangsi, N-Kwangtung weiter nach Osten, bis Fukien-Chekiang, z. Z. bis Formosa. Manche solche Spezies scheinen nach den Biotopen typische OH-Formen, die wohl im südlichen Yunnan noch aufgefunden werden (*Abisara burni*, *Oxambulyx sericeipennis*, die *Marumba* der *spectabilis*-Gruppe, *Ganisa cyanogrisea* u. a.). Andere auch in den Bergländern von W-, S-, SO-China vorkommende Spezies bleiben auch in NO-Indien im allgemeinen unter 2000 m oder haben anscheinend sogar dort ihr Optimum um 1000 m oder darunter, fehlen in der Küstenzone von Kwangtung<sup>1)</sup>, gehen aber z. T. weit nach Inselindien hinein, ja bis zu den Philippinen und Australien. Vielleicht sind solche Sippen am besten als „Nordostindisch (hinterindisch) malayische Bergwaldtiere“ gekennzeichnet. Als solche glaube ich anzusprechen zu

<sup>1)</sup> Mit Ausnahme von *Limenitis dudu*.



sollen: *Papilio bathycles* (bis Palawan), *Pantoporia zeroa*<sup>1)</sup>, und *cama*, *Limenitis austeni* und *dudu* (bis Sumatra), *Neptis miah* (bis N-Borneo)<sup>2)</sup>, *Eriboea eudamippus*, *Meganoton rufescens* (bis Queensland) *Acosmeryx sericeus* (bis Philippinen) und *omissa*, *Rhodosoma triopus*, *Panacra busiris* (bis N-Borneo), *Rhagastis albomarginatus* (bis N-Borneo), *Ce-*

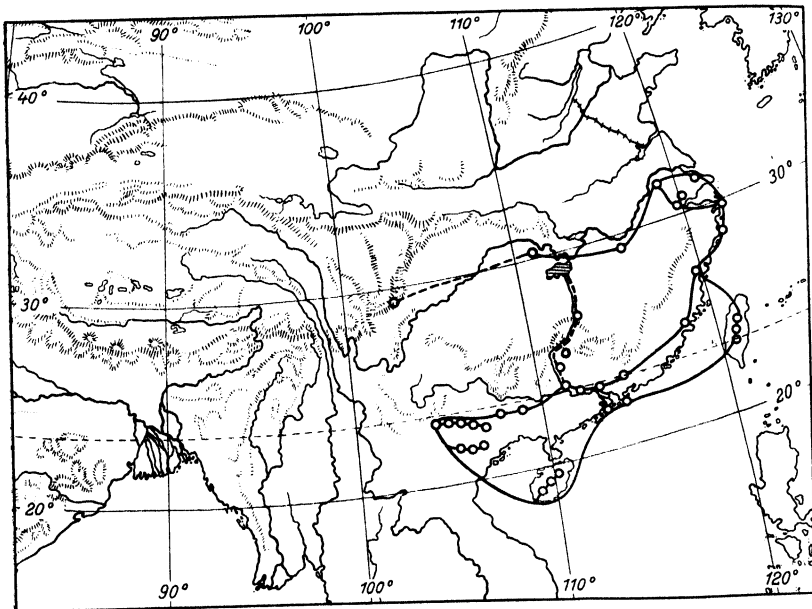


Abb. 6. Chinesische Teilareale indischer Spezies, die küstenwärts und westlich (anscheinend überwiegend im Tale des Kwe- und Siangkang) viel weiter nördlich gehen als in Kwangtung. ooooo *Papilio aristolochiae*: Hainan, Kwangsi (Nanning, Kweishien, halbwegs zwischen Pingho und Kweilin), Südhunan (Hengchow), Südkwangtung (Dingwu, Lofao-Gebiet, Hongkong, Canton), Nordkwangtung (1 Tier Samkong), Fukien (Amoy, Foochow), Formosa, Chekiang (Hangchow, Ningpo, Mok, Tie), Kiangsu (Shanghai, Nanking-Gebiet), Kiukiang, Changyang (Error Leeche? Wohl sicher Ichang gemeint), Szechwan (Huangmuchuung, Error? Liegt 1800 m hoch). Ähnlich liegen die Areale von *Leptocircus curius*: S-Yunnan (Mengtse), Hainan, Kwangsi (Kweishien), Südkwangtung (Dingwu, Lofao-Gebiet, Hongkong), Nordkwangtung (2 Tiere Fungwan), Südhupe (Changyang), Szechwan (Wa, Chiakuho); von *Hestia rhodope*: Hainan, Kwangsi (Kweishien), Südkwangtung (Dingwu, Lofao-Gebiet, Hongkong, Canton, Lofao-Gebiet), (Fukien), Riukiu, (Chekiang), Kiukiang, Südhupe („Changyang“). Nicht Ichang?, Szechwan (Omi, Kiangnan); von *Eligma narcissus*: Südkwangtung (Dingwu, Lofao-Gebiet), Fukien (Foochow), Chekiang (Tie), Südhupe (Changyang? Ichang), Szechwan (Omi, Washan, Moup, Chiakuho).

*chenena lineosa* (bis N-Borneo). Wahrscheinlich gehören auch beide *Baradesa*, *Fentonia orbifer* u. a. dazu.

Daß die Grenze zwischen ihnen und OH im engeren Sinne schwankt, zeigt die Verbreitung der Agaristide *Seudytia transiens*. Sie findet sich

<sup>1)</sup> Arten ohne Verbreitungshinweis gehen nicht bis Inselindien.

<sup>2)</sup> HM-Art?

als *S. tr. subalba* in China von W-Yunnan, Szechwan, Changyang, Hunan, N-Kwangtung bis Chekiang, ihr chinesisches Areal zeigt also die typische Verbreitungsart von OH-Deszendenten. Sie fehlt — wie typische OH — in Südkwangtung, Tonkin, Annam, geht aber als *S. tr. transiens* von Bhutan, Sikkim, Birma durch Inselindien bis Bali, d. h. auf den Wegen, die für nordostindien malayische Bergwaldtiere charakteristisch sind<sup>1)</sup>.

Bei der auf den Kontinent und den ostasiatischen Inselbogen beschränkten Gattung *Sephisa* liegt eine ähnliche Verschiedenheit der Ausbreitungstendenz vor, die aber anscheinend zur artlichen Differenzierung geführt hat. Von den beiden Arten der Gattung findet sich *S. chandra* von Nepal, Sikkim, Oberbirma (N-Tonkin), N-Kwangtung bis Formosa. Die andere Art, *S. dichroa*, ist bekannt vom W-Himalaya, dann wieder von W-Yunnan, Szechwan, Changyang, Chekiang (Tie, Wen), dann südlich bis Formosa, nordöstlich bis Korea und Amurland. Das Areal der einen liegt also auf dem nördlichen, das der anderen auf dem südlichen „Wege“ chinesischer OH. Das Fehlen von *S. dichroa* in Nepal, Sikkim, Birma, wo *chandra* als ihre „Vikariante“ auftritt, ist sehr auffallend. Sollte *dichroa* nicht noch in Südtibet aufgefunden werden und sollte sich als Faktum herausstellen, daß ihr Areal disjunkt ist und *chandra* sich in diese Areallücke einschiebt, so wäre die Frage zu stellen, ob die „Art“ *dichroa* mitsamt ihren vier Rassen nicht ursprünglich die (biochemisch reduzierte) Farbform nördlicher Lagen ist, die durch feuchte Wärme der biochemisch fortgeschritteneren *chandra* zum wenigsten angenähert werden kann.

Die Gattung *Dictyoploca* (W-, O-Himalaya, Szechwan, N-Kwangtung [Fukien], Formosa [Chekiang], N-China, Japan, Korea, Amurland) ist wahrscheinlich auch als ursprünglich monotypischer OH-Deszendent mit ähnlicher Verbreitung wie *Sephisa* anzusehen. Ich glaube, aus solchen Betrachtungen „schwierig deutbarer“ Areale heraus die „Nordostindisch malayischen Bergwaldtiere als Untergruppe der OH ansehen zu sollen und kann das für den hier zur Untersuchung stehenden Fragekomplex ganz ohne Bedenken tun, weil unter den in Betracht gezogenen Spezies nur fünf (*Rhagastis albomarginatus*, *Cechenena lineosa*, *Loepa katinka*, *Brahmaea hearseyi*, *Scrobiger a matrix*) bis Chekiang gehen.

**7. Pazifisch paläarktische (PP-) Elemente** sind Spezies, deren Wohnräume sich etwa vom Amur südlich über die Gebiete am Pazifik bis nach Chekiang-Fukien und N-Kwangtung hinein erstrecken, vielfach

<sup>1)</sup> Die beiden Subspezies sind phänotypisch unwesentlich verschieden, die Armaturen beider sind identisch.

auch westlich über Mittelchina (nördlich und südlich von Yangtse) bis in die Gebirge von Szechwan und N-Yunnan. Einige wenige gehen auch über das Hochland von Yunnan bis NO-Indien, einige wenige andere über N-Kwangtung, (Kwangsi) bis in die Bergländer von N-Tonkin. Die Zahl der Spezies, die südlich bis N-Kwangtung, westlich bis O-Szechwan gehen, ist beträchtlich, die der euryöken Spezies, die sowohl innerlandes wie küstenwärts den Golf von Tonkin erreichen, gering (IX). Unter den weniger expansiven Elementen lassen sich nach den Hauptrichtungen der Areale zwei Gruppen unterscheiden: a) Pazifisch paläarktische Formen im engeren Sinne („Mandschurische“ Formen) mit in der Hauptsache nordsüdlich gerichteten Arealen (X), die überwiegend schon in Chekiang oder in Fukien enden, selten bis Kwangtung gehen; soweit wir wissen innerlandes aber nicht bis Kweichow oder weiter westlich reichen. Häufiger ist eine ausgesprochen westöstliche Lage der Areale bei Spezies, die man vielleicht am besten b) als „Mittelchinesisch japanische“ Elemente bezeichnet (XI). Nicht wenige von ihnen gehen — entsprechend ihrer mehr südlicheren Heimat — über N-Kwangtung, Kwangsi bis N-Tonkin (*Mandarinia regalis*, *Lethe syrcis*, *Stichophthalma howqua* u. a.). Nicht ganz selten ist der Fall, daß auch mandschurische Spezies von Chekiang an nicht südlich, sondern in scharf umgrenzten „Gürtelarealen“ westlich dringen (XII), in ihrem Verbreitungsmodus also sehr an OH-Formen erinnern (man vgl. S. 497 und Abb. 5).

8. Eurasiatische (EA-) Elemente, also Arten, die vom Pazifik bis Europa vorkommen (z. B. die auf den Tabellen der S. 515 und 518 genannten).

9. Holarktische (HA) Spezies, z. B. *Papilio machaon*, *Pieris napi*, *Polygonium C album*, *Celerio galii*, *Cel. lineata*, *Agrotis ypsilon*.

Der Flug gibt — wie vorn gesagt — Möglichkeiten zur Raumüberwindung, die Nichtfliegern fehlen und macht ursprünglich bestehende Grenzen verwischen. Ferner sind die Areale süd- und ostasiatischer Lepidopteren und ihre Häufigkeit in den verschiedenen Teilarealen längst nicht soweit klargestellt, wie die von Vertebraten. Es sind darum in den nachstehenden Zahlenreihen nur die Bezeichnungen Tropische (Zusammenfassung für I, HM, ICh, PH) Formen, OH und Nördliche (Zusammenfassung für PP, EA, HA) Elemente gebraucht, zumal sie für die durch das Thema gekennzeichnete Fragestellung genügen. Die Tabelle ist in erster Linie auf die Bearbeitung der Sphingiden des Gebiets und der in der Tabelle erwähnten anderen Heteroceren-Gruppen begründet. Ich glaube sagen zu dürfen, daß eine (die) unerläßliche

Voraussetzung für die zoographische Deutung der Komponenten einer Fauna die eingehende Kenntnis der Ökologie zum wenigsten einer größeren Gruppe ist; denn sie ermöglicht Schlüsse auf die klimatischen Faktoren, die solche ökologischen Besonderheiten herausgebildet haben, und damit auf den Entstehungsort. •

Tabelle 1.

Biogeographische Elemente in der Chekianger Macrolepidopterenfauna (erster Versuch).

Familie	Gesamtzahl der Arten	Nördliche Formen (PP, EA, HA)		OH-Deszenten <sup>1)</sup>		Subtrop. chines. T. <sup>2)</sup>		Trop. Formen	
		Abs. Zahl	%	Abs. Zahl	%	Abs. Zahl	%	Abs. Zahl	%
Sphingidae	47	20	42,6	14	29,8	—	—	13	27,6
Brahmaeidae	2+2	1	25	3	75	—	—	—	—
Eupterotidae									
Saturniidae	10	1	10,0	6	60,0	1	10,0	2	20,0
Epicopeidae	3+9	5	41,7	6	50,0	—	—	1	8,3
Agaristidae									
Catocalinae	7	7	100	—	—	—	—	—	—

Zur weiteren Illustrierung der Faunenzusammensetzung sind die Verhältnisse bei andern weiter durchgesehenen Familien angeschlossen, deren detaillierte Behandlung später erfolgen soll.

Papilionidae	21	10	47,6	6	28,6	—	—	5	23,8
Satyridae	35	18	51,4	13	37,1	—	—	4	11,5
Nymphalidae	53	19	36,6	24	46,1	1	1,9	9	15,4
Erycinidae	5	1	20	2	40	—	—	2	40
Zusammen	194	82	42,5	74	37,6	2	1,8	36 <sup>3)</sup>	18,1

Die hohe Zahl der OH-Formen zwingt, Chekiang auf Grund der untersuchten Macrolepidopteren-Gruppen zur pazifischen Provinz der Osthimalayana zu ziehen, eine Folgerung, zu der auch die Untersuchung

<sup>1)</sup> Als nordostindisch malayische Bergwaldtiere sind bei den OH mit einbezogen: bei Sphingiden 2, bei Brahmaeiden 1, bei Saturniiden 1, bei Agaristiden 1 Art, cf. p. 499. Über die biogeographische Einreihung von *Eriogyna pyretorum* und *Amorphulus chinensis* vgl. man S. 526.

<sup>2)</sup> Als subtropisch chinesisch sind eingesetzt: *Actias heterogyna* (Saturn.), bei Nymphaliden *Pantoporia sulphita*.

<sup>3)</sup> In diesen Zahlen sind auch die bisher nur bis Südchekiang (WENCHOW) bekannten Tropisten *Papilio demoleus* und *euryptylus*, *Charaxes polyxena*, *Eriboea nepenthes*, *Cyrestis thyodamas*, *Euthalia garuda* mit inbegriffen.

der Reptilienfauna führte. Die hohen Zahlen der OH bei Eupterotiden, Saturniiden, Agaristiden, Eryciniden, der PP bei Catocalinen (einer fast ausschließlich paläarktischen Unterfamilie) zeigen einerseits, daß Untersuchungen an zu kleinen Gruppen nicht verallgemeinert werden dürfen, andererseits, daß die chinesischen Vertreter dieser Gruppen überwiegend Berglandbewohner sind. Bei einer Reihe chinesischer Saturniiden liegt anscheinend eine Anpassung an kontinentale Verhältnisse vor, wie sie in Süd- und Südostchina nur im „Winter“ eintreten und sie sind deshalb monozyklische „Winterflieger“ geworden (man vgl. S. 526), was ihre Zuweisung zu einer biogeographischen Gruppe erschwert.

Zu ähnlichen Folgerungen über die biogeographische Stellung der Bergländer von Chekiang(-Anhui) führt eine Arbeit von H. H. HU [4] über die Holzgewächse von SO-China, zu der Materialien z. T. auch im Tienmoshan gesammelt wurden.

Tabelle 2.

Biogeographische Elemente unter den Holzgewächsen von SO-China (nach HU).

Gebiet	Gesamt- zahl der Arten	Nördliche Elemente		OH-Deszend. (Westchines. F.)		Tropische Formen	
		Abs. Zahl	%	Abs. Zahl	%	Abs. Zahl	%
Chekiang . . .	650	430	66,4	110	16,8	110	16,8
Anhui . . .	500	330	66,0	140	28,0	30	6,0

Die Zahlen der nördlichen Elemente scheinen viel größer als bei Macrolepidopteren und Reptilien. Vermutlich deshalb, weil in ihnen nach unserem gegenwärtigen Wissen (endemische subspezifische) Absprosse westchinesischer und nordindischer Spezies, die ich als OH-Deszendenten bezeichnen würde, als pazifische Formen geführt sind. Andererseits sind eine ganze Reihe Formen, die bisher aus Yunnan und N-Kwangtung bekannt waren, als „südlich“ bezeichnet, die unter den Begriff der OH fallen. Unter Berücksichtigung dieser Umbenennungen werden die Zahlen der P- und OH-Elemente vermutlich den bei Reptilien und Lepidopteren gefundenen recht ähnlich werden. Die Abnahme tropischer Formen im küstenferneren Anhwei ist auffallend.

**Chekiang als Grenzgebiet.** Tropische Spezies, die in Chekiang die NO-Grenze ihres Areals erreichen, sind: *Papilio demoleus*, *P. eurypylus* und *paris* (alle drei bis Wenchow), *P. protenor* (bis Lungtan bei Nanking),

*Pieris canidia* (W), *Euthalia garuda* (W), *Issoria sinha*, *Pareba vesta*, *Zemeros flegyas*, *Abisara echerius* (W), *Dudusa nobilis*, *Gangarides* (dharma) *puerariae*, *Phalera raya*, *Trabala vishnou*, *Eusemia lectrix*, *Eligma narcissus*, *Eterusia aedea* und *pulchella*, *Histia rhodope* u. a.<sup>1)</sup>

OH-Deszendenten, für die die Bergländer von Chekiang die NO-Grenze ihres gegenwärtigen Lebensraumes bilden, sind: *Papilio epycides*, *P. cloanthus*, *P. tamerlanus*, *P. eurous*, *Lethe gemina*, *L. dura*, *L. christophi*, *Neope yama*, *N. pulaha*, *N. agrestis*, *Faunis aerepe* (W), *Aemona amathusia* (W), *Dilipa fenestra*, *Apatura ulupi*, die *Calinaga* der *lhasto*-Gruppe, *Neptis antilope*, *N. thisbe*, *N. ananta*, *Pantoporia fortuna*, *Euthalia undosa*, *E. nara*, *E. patala*, *Araschnia doris*, *Sospita fylia*, *Abisara burni*, *Abrazimorpha davidi*, *Calliana pieridoides*, *Ctenoptilon vasava*, *Oxyambulyx sericeipennis*, die *Marumba* der *spectabilis*-Gruppe, *Polyptychus draconis*, *Rhagastis albomarginatus*, *Ganisa cyanogrisea*, *Stigmatophorina hammamelis*, *Phacusa djreuma* (Tseku, Te, Tie), *Campylotes pratti*, *Agalope grandis*, *Epicopeia caroli* (Tseku, M. Tie, Mok), *Desgodinsia watsoni*, *Neochelidon bieti* und *poultoni* usw.<sup>2)</sup> (nach unserem gegenwärtigen Wissen nicht in Formosa).

Paliäarktische Spezies, die — soweit bisher bekannt — in Chekiang ihre SW-Grenze haben, sind: *Sericinus*, *Luehdorfia*, *Parnassia glacialis*, *Apatura schrenckii*, *Satyrus dryas*, *Melanargia halimede*, *Marumba maacki*, *Kentochrysalis sieversi*, *Haemorrhagia radians*, *Antheraea yama-mai*, *Selenephra lunigera*, *Lymantria monacha*, *Porthesia similis* u. a.

**Beziehungen zur japanischen Fauna.** Viele ostasiatischen Lebewesen wurden der Wissenschaft zuerst aus Japan zugänglich gemacht und deshalb zunächst als japanische Endemismen betrachtet. Zuerst zeigte es sich in der Botanik, daß die allergrößte Mehrzahl der (gedanklich oder nomenklatorisch) als „japonica“ gekennzeichneten Arten mittelchinesisch-japanische Verbreitung besitzen. Dann wurde es für die Ornithologie festgestellt (zwei Spezies verblieben als Endemismen Japans). Die Sammlung HÖNÉ bestätigt es auch für die Lepidopteren.

<sup>1)</sup> Bis Japan gehen die tropischen Arten *Papilio memnon*, *P. sarpedon*, *P. helenus*, *Cyrestis thyodamas*, *Curetis bulis*, *Pidorus glaucopus*, *Erasmia pulchella* u. a. Bis zum Amurland gehen von Tropisten *Neptis hylas*, *Actias selene*, *Platysamia cythia*, *Paralepida plagifera*, *Cocytodes coerulea*, *Odonestis laeta*, *Dermaleipa junio* u. a., bis Peking *Amsacta lactinea*, *Diacrisia obliqua*.

<sup>2)</sup> Bis Japan oder bis Korea und zum Amurland sind folgende als OH betrachtete Spezies verbreitet: *Oxyambulyx ochracea*, *Clanis undulosa*, *Marumba sperchius*, *Acosmeryx naga*, *Ceichenena minor*, *Dictyoploca*.

Von Rhopaloceren sind nach unsrer gegenwärtigen Kenntnis nur noch fünf Arten ausschließlich japanisch (*Lethe callipteris*, *Zephyrus orsedica*, *Lycaena barine*, *Erynnis florinda*, *Parnara jansonis*, *Padraona flava*<sup>1)</sup>).

## II. Verbreitungswege der verschiedenen Faunenelemente.

### A. Von Tropisten.

In keinem Teile der Erde — außer Ostasien — steht eine Verbindung, frei von mechanischen Ausbreitungsschranken, für Tierwanderungen zwischen Äquator und Polarkreis nach beiden Richtungen hin offen. Der Weg ist, seitdem Hainan vom Kontinent getrennt wurde, an seinem für Tropisten entscheidenden Punkte auf die relativ schmale Tieflandspforte zwischen Tonkinküste und Yunnanplateau eingengt. Spezies, die sie fanden, stießen hinter ihr auf drei Wegen nördlich vor. Weniger spezialisierte gingen im ganzen nordöstlich küstenwärts und landeinwärts über Kwangsi und N-Kwangtung weiter (so alle unten genannten Arten mit riesenräumigen Horizontalarealen). Spezialisiertere unter ihnen scheinen in allererster Linie angepaßt an maritime Wärmeverteilung durch den Tag und an eine gewisse Luftfeuchtigkeit. Ihre Areale liegen deshalb, je weiter nach Norden sie vordringen, desto ausgesprochener der Küste entlang. Spezies, die in Südkwangtung „gemein“, in den Bergländern von N-Kwangtung, also auf etwa 25°, „nicht selten“ sind (z. B. *Cephonodes hylas*, *Theretra oldenlandiae*, *Acherontia lachesis*) gehen küstenwärts bis Peping (40° n. Br.). Die hinterindisch-ozeanische *Issoria sinha* geht in Kwangtung nicht über 24,5° nach Norden (Te, Lp)<sup>2)</sup>, findet sich aber küstenwärts bis 30° n. Br. (Tien mo shan). Manche südliche Arten, die in Kwangtung nördlich vom Wendekreise fehlen, gehen küstenwärts weiter nördlich: *Loxura athymnus*, *Castalius elna* (Lycaen.) bis Amoy und Foochow (25°), *Papilio demoleus* und *eurypylus*, *Euthalia garuda* (Nymph.) bis Wenchow (27°), *Eligma narcissus* (Sarothripinae, indisch, bis Java) ist in S-Kwangtung in den insularen Resten tropischen Regenwaldes bis zum Wendekreise häufig, in den subtropischen Montanwäldern im Norden der Provinz wurde sie nicht fest-

<sup>1)</sup> Von Sphingiden verbleiben 3 (*Sphinx crassistriga*, *Kentochrysalis consimilis*, *Oxyambulyx japonica*), von Saturniiden 0, von Chalcosiiden 1 Spezies als rein japanisch.

<sup>2)</sup> Abkürzungen in Klammern = Fundortsbezeichnungen. In N-Kwangtung: Dr = Lungtao shan, Lp = Linping (Tsai muk ngao, südlich davon), M = Mantai shan, S = Samkonger Bergwaldgebiete, Te = Tsai yuen shan. In Chekiang: Mok = Mo kan shan, Tie = Tien mo shan.

gestellt, wohl aber wieder in N-Chekiang (W-Tie) und in Kiukiang (Leech), d. h. sieben Breitengrade nördlicher. Den gleichen Verbreitungsweg bis zum gleichen Punkt nach NO „zogen“ *Histia rhodope* (Chalc.) und *Papilio aristolochiae*. Erstere ist in Kwangtung auf die Küstenzone bis zum Wendekreise beschränkt, aber wieder bekannt von Chekiang und Kiukiang (Leech). *Papilio aristolochiae* ist in Kwangsi in der Sikiangebene häufig und mir im Kwekiangtale nördlich bis halbwegs zwischen Pinglo und Kwelin bekannt. In W-Kwangtung ist er im Sikiangtale um Howlik häufig, sonst um Canton und weiter östlich einzeln. Im Norden von Kwangtung fehlt er so gut wie ganz: in 16 Jahren wurde nur ein Tier um Samkong (NW, wohl vom Kwekianggebiet her vorgedrungen) gefangen. Es geht aber durch Südfukien, Chekiang bis Shanghai und das heißeuchte Yangtsetal aufwärts bis Nanking (31,5° n. Br.) und Kiukiang.

Tritt bei Formen mit ausgeprägter Neigung für maritime Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnisse ein starkes Flugvermögen hinzu und dementsprechend Fluglust und Wanderneigung, so können an sonst rein paläarktischen Küstengegenden unter solchen Lepidopterengruppen überraschend hohe Zahlen tropischer Spezies sich finden. So sind aus Shanghai und vom Flach- und Hügelland am Unterlaufe des Yangtse (Küstengebiet von Chekiang, Kiangsu) folgende Sphingiden- und Papilionidenarten bekannt:

Tabelle 3.

Familie	Trop. Formen		PP-Elemente		OH-Deszend.	
	Zahl	%	Abs. Zahl	%	Zahl	%
Sphingidae . .	15	53,6	13	46,4	—	—
Papilionidae .	7	50	7	50	—	—

Die Feststellung der dort häufigsten Spezies würde natürlich auch bei alleiniger Untersuchung solcher Tiergruppen sofort erweisen, daß das Gebiet zweifelsfrei Paläarktis<sup>1)</sup> ist.

Ein dritter Vorstoß tropischer Formen nach Norden erfolgt durch Kwangsi das Tal des Kwekiang aufwärts, durch dessen Bifurkation zum Siang entlang und diesen abwärts. Diesen Weg gingen *Papilio aristo-*

<sup>1)</sup> Herr CARADJA [2, S. 2] sagt, daß er nicht mit mir übereinstimmt in der Einbeziehung von Shanghai in die Osthimalayana. Ich habe das nie getan, sondern wie die obige im Jahre 1918 zusammengestellte Reihe zeigt, Kiangsu schon damals als pazifische Paläarktis betrachtet.



*lochiae* (siehe oben) und *Marumba dyras* Wlkr. (Sphingidae, in Kwangtung nicht nördlich vom Wendekreise; beide Hengchow, Südhunan, 26,5° n. Br., 112° östl. L., Koll. HÖNE nachgewiesen). Sehr wahrscheinlich hat auch die tieflandbewohnende *Precis iphita*, die in Kwangtung den Peking aufwärts bis Shiuchow und von da östlich bis in die Kessel Ebene von Fungwan gelangt ist, diesen Weg benutzt und sie wird in Hunan noch aufgefunden werden. Charakteristisch für die Bindung dieser tropischen Spezies an eine gewisse Luftfeuchtigkeit ist, daß keine von ihnen in Hunan abseits des Flußweges nach Süden gegangen ist und Nordkwangtung erreicht hat. Ob *Papilio aristolochiae* den Siang abwärts bis zum Yangtse und diesen entlang sich weiter auf- und abwärts ausgebreitet hat oder ob das gesamte Yangtsetal von ihr von Shanghai her erobert wurde, bleibt festzustellen. Wahrscheinlich sind beide Wege benutzt worden. Diese Nordexpansion südlicher Spezies die Flußtäler entlang war theoretisch zu erwarten und ist am Sittich *Palaeornis derbyana salvadorii* Oust. schön zu sehen. Er geht in den tiefen Flußtälern von Mekong, Yangtse u. a. und ihrer Nebenflüsse von Yunnan her bis Derge und Damba (Szechwan), also bis fast 32° n. Br.

Pflanzen und Falter, die in Kwangtung zu den häufigsten und augenfälligsten gehören, wurden auf einer achtwöchigen Wanderung durch W- und O-Yunnan nicht angetroffen, traten aber ziemlich plötzlich und in Anzahl etwa 60 km nördlich von Chaotung (NO-Yunnan) und in Südszechwan bis zum Yangtse und ihm entlang über oder ihn hinaus, wieder auf. Wenn es sich dabei um euryöke Arten handelt, die sich sowohl küstenwärts wie innerlandes, in Ebene und Bergländern finden und die anscheinend überall in China — das Hochland von Yunnan ausgenommen — nach Norden vordringen (*Papilio memnon*, *protenor*, *helenus*, *sarpedon*, *Lethe rohria*, *dyrtia*, *Mycalesis mineus*, *Hemaris hylas*, *Theretra pinastrina* u. a.), so ist das nicht verwunderlich. Wenn aber Tropisten, die küstenwärts Chekiang nicht mehr (*Leptocircus*, *Hebomoia*, *Ixias*, *Apatura parisatis*, *Symbrenthia hippoclus*, *Ergolis ariadne*, *Precis iphita*) oder nur gerade noch seine SW-Grenze erreichen (Wenchow: *Papilio paris*, *Charaxes polyxena*) und die in Kwangtung nördlich vom Wendekreise fehlen (*Histia rhodope*, *Eligma narcissus*) oder dort nur ganz selten oder sehr lokal sind (*Papilio aristolochiae* ein Tier, *Leptocircus* zwei Tiere, *Apatura parisatis* ein Tier — *Precis iphita*), sich in NO-Yunnan und S-Szechwan, also auf 28–30° n. Br. finden, so muß ein ihren ökologischen Anforderungen entsprechender Weg nach Norden westlich von Kwangtung von ihnen benutzt worden

sein. Für Tieflandstiere und solche, die sich auch in der Kulturebene halten konnten (fast alle genannten) dürfte das die Passage den Kwekiang aufwärts und durch die Bifurkation des Siang abwärts gewesen sein. Für das offene Land meidende Arten (*Symbrenthia*, *Eligma*, *Leptocircus*, *Apatura parisatis*, z. T. auch *Charaxes polyxena*) dürfte dieser Weg nur gangbar gewesen sein zu Zeiten, als er noch eine mehr oder weniger zusammenhängende Waldfläche bildete. Wenn *Leptocircus*, *Charaxes polyxena*, *Apatura parisatis*, *Symbrenthia hippoclus*, *Ergolis ariadne* am Yangtse unterhalb Ichang nicht aufgefunden wurden, so kann das gleichfalls in der Waldvernichtung seinen Grund haben. Es besteht aber für diese im allgemeinen tiefere Lagen von Bergwäldern bewohnenden Spezies auch die Möglichkeit einer Nordwärtswanderung den Hungshuiang, Pepankiang (im Oberlaufe Kotuho genannt) bis nahe Weining, etwa 75 km SSO von Chaotung, in dessen Nähe das Auftreten so vieler Tropisten auffällig wurde.

Dieses im Extrem bumerangähnliche Teilareal solcher tropischer Arten, die im Westen und Osten (oder nur in einer Richtung) um etwa 700 km weiter nach Norden dringen als in Südchina, ist auf Abb. 6 dargestellt.

Das Überraschende an ihm ist allein das viel weiter nördliche Vordringen dieser tropischen Spezies in den höheren Mittelgebirgslagen des hochgebirgigen Westchinas, während die Arten in den Mittelgebirgshöhen des Süden (Nordkwangtung, Gipfelhöhen knapp 1200 m) fehlen. Vielleicht lassen sich zwei Faktorengruppen zu einem Deutungsversuche heranziehen. Einmal erdgeschichtliche: einerseits die Erniedrigung der Bergländer in Nordkwangtung durch Senkung oder Abtragung weniger widerstandsfähigen Gesteins, die das Gebiet den Einwirkungen des nordischen Winters mehr zugänglich machte, als etwa die vorgelegerten Gebirgsroste in W-Kwangsi oder Fukien zulassen. Andererseits die allmähliche Hebung Szechwans im Quartär [3], wobei die Spezies zwar Bewohner stark besonnener Täler blieben, aber allmählich aus dem Subtropenbereich in höhere und rein paläarktische Lagen gebracht wurden. Zweitens ökologische Faktoren: dieses auffällige Teilareal haben Spezies ohne bestimmte Zäsur zwischen den einzelnen Generationen, also ohne eine eigentliche Entwicklungsruhe in der ungünstigen Zeit. Sie sind also vermutlich beheimatet in Gegenden ohne ausgesprochene trockene oder kühle Periode. Die Raupen und Puppen von *Papilio aristolochiae*, *Charaxes polyxena*, *Apatura parisatis*, *Eligma narcissus* entwickeln sich nach meinen Beobachtungen in S-Kwangtung auch im „Winter“, nur entsprechend verzögert, weiter.

Die strahlend helle Sonne und die hohen Tagesmaxima — in S-Kwangtung im Oktober bis 30 und 36°, im November bis 24–29° C, in N-Kwangtung schätzungsweise etwa 5° C weniger — bringen die Imagines auch im Oktober–November zum Schlüpfen. In S-Kwangtung kommen Temperaturen von 0° C und weniger auch im Dezember–Januar nicht vor, aber im Norden der Provinz sind einige Grad Celsius unter Null, wiederholte Nachfröste und geringe Eisbildung in jedem Winter regelmäßige Erscheinungen. Sie treffen also das empfindlichste, das Raupenstadium dieser Spezies und unterdrücken es und damit die Art<sup>1)</sup>.

Die Existenzfähigkeit der Arten in W-China, etwa 700 km nördlicher und 800–1000 m höher, ist vielleicht so deutbar, daß dort die Tagestemperaturen von Oktober an nicht ausreichen, um die Puppen zur Entwicklung zu bringen und Puppen (auch Imagines oder Eier) können höchstwahrscheinlich den Winter auf 30° n. Br. auch in höheren Mittelgebirgslagen überstehen. Die Überwinterung der genannten Spezies in W-China als Puppe (bzw. als Imago oder Ei) bleibt nachzuweisen. Der Nachweis würde die auffallende Tatsache dem Verständnis näher bringen, daß sich bei diesen Arten auffallenderweise eine südlichere Tieflandsform (XIII) und eine nördlichere Form höherer Mittelgebirgslagen (XIII) herausgebildet haben. Die Tieflandsform entwickelt sich auch im „Winter“ — nur entsprechend verzögert — weiter, die nörd-

---

<sup>1)</sup> Die Empfindlichkeit von Raupen auch tropischer Arten gegenüber niedrigen Temperaturen scheint recht verschieden. Raupen aller Stadien von *Terias hecabe*, *Neptis hylas*, *Athyma perius*, *Delias aglaia* und *stolli*, *Pieris canidia*, *Trabala vishnou* u. a. vertragen die gewöhnlichen jährlichen Minima der Kantonebene von +2 und +1,5° C ohne Schaden. Nicht wenige Lymantriidae (*Leucoma*, *Arctornis*, *Dassychira*, *Lymantria*, *Porthesia*) haben ihre Haupterscheinungszeiten als Raupen und Imagines in dieser kontinental thermischen, in der Hauptsache kühl trockenen Zeit (Ende Oktober bis April in Kwangtung), ebenso eine Anzahl Lasiocampidae, Arctiidae, Syntomiidae. Die Raupen von *Oxyambulyx subocellata* scheinen durch die beträchtlichen Tagesschwankungen oder die Erniedrigungen auf etwa 4° C und darunter Schädigungen in den Geschlechtszellen zu erleiden: die infolge des längeren Raupenstadiums gegenüber Tieren der heißfeuchten Zeit größeren Falter hatten nach solchen relativen Wärmetiefen weniger Vermehrungskörper (9 ♀♀ = 9–273,  $\bar{d}$  = 125 Stück, II ♀♀ der kühlfeuchten und heißfeuchten Zeit = 98–371,  $\bar{d}$  = 224, cf. [5, S. 22]). Raupen beider *Acherontia*, beider *Psilogramma*, solche von *Theretra latreillei*, *Papilio polytes*, *memnon*, die Anfang Dezember in einen Temperatursturz von 20 auf 8° C innerhalb von 20 Stunden gerieten, hingen am Morgen nach Erreichung dieser Temperaturen flach, schlaff, wie von plötzlicher Flacherie befallen tot in den Zweigen.

licherere übersteht ihn als Puppe oder Imago (Nymphaliden und z. T. auch Pieriden neigen zur Imaginalüberwinterung), vielleicht auch als Ei. Die süd- und westchinesischen Populationen der genannten Arten sind zwar phänotypisch gleich (*Leptocircus curius*, *Apatura parisatis*, *Charaxes polyxena*, *Precis iphita*, *Ergolis ariadne* usw.) oder nur wenig abgeändert (*Papilio aristolochiae*, *Histia rhodope*), bilden aber — wenn die vermuteten Anpassungserscheinungen zutreffen — biologisch recht verschiedene Rassen.

*Papilio sarpedon* und *P. bianor* sind mir auf einer Yunnanfahrt (15. VII. bis 20. IX. 1921, von Talifu über Yunnanfu bis zum Yangtse, d. h. zwischen 24,5 bis 28° n. Br. und zwischen 1500 bis 3500 m Höhe) nicht begegnet, *Pieris canidia* nur sehr spärlich und z. T. in zwergigen Exemplaren. Ich habe alle drei Spezies auch von meinen in der Nähe von Talifu vom August bis Mitte November stationierten Sammlern nicht oder nicht zahlreicher (*P. canidia*) erhalten, auch von einem Sammler bis gegen Ende Mai des folgenden Jahres nicht. Erst etwa 80 km nördlich von Chaotungfu traf ich alle drei etwa von 1400 m ab (und abwärts) wieder und gleich in beträchtlicher Zahl, und sie sind von Szechwan auf 29–32° n. Br. und zwischen 1500–2700 m häufig und bis 3000 m Höhe gemeldet. Die allmähliche quartäre Hebung der Gebirge Szechwans [3] könnte die allmähliche Anpassung dieser Formen ans Hochgebirge erklären. Man müßte dann weiter annehmen, daß die das Raupenstadium einer bestimmten Generation treffenden klimatischen Erscheinungen in Yunnan das Einwandern dieser Spezies von Szechwan her unmöglich machten. Auch *Pieris canidia* entwickelt sich ohne Generationspause durch den „Winter“, für sie käme also vielleicht die oben versuchte Deutung in Frage. Auch für *P. sarpedon*, der nächst *aristolochiae* und *polytes* unter chinesischen *Papilio* am meisten zum Schlüpfen im Winter neigt, ist die Deutung immerhin in Erwägung zu ziehen. Für *P. bianor* scheint die Annahme, daß sich gemäß der doppelten Ausbreitungstendenz küstenwärts (SW) und innerlandes (W) biologisch verschiedene — aber phänotypisch wenig unterscheidbare — Rassen herausgebildet haben, kaum zu umgehen. In Kwangtung und bis Hainan hinein ist *P. bianor* häufig von Meeresniveau bis etwa 1000 m (höhere Lagen stehen ihm in Kwangtung kaum zur Verfügung). Am Oberlauf des Yangtse (Szechwan) ist er zwischen 700–2700 m häufig, geht einzeln bis 3000 m, vom Roten Becken sind mir Belegexemplare nicht bekannt geworden. In Yunnan traf ich in Höhen um 2000 m (als Seltenheit) nur seine Vikariante *P. syfanus*.

Auffällig ist das Fehlen von *Rhyncholaba acteus* im Yangtsegebiet. Sie ist in Kwangtung ebenso häufig wie im Süden der Provinz und dort zahlreicher als *Theretra pinastrina*, *Th. oldenlandiae* oder *Cephonodes hylas*. Während aber erstere bis zum Ober- und Unterlauf des Yangtse, *oldenlandiae* bis Tsingtao, *Cephonodes* bis Peping geht, wurde *Rhyncholaba* nördlich nur bis Mittelhunan (ein Stück Hengchow, 26,5° n. Br. und 112° östl. L.) und östlich von Kwangtung bisher nicht gemeldet (aus Südkiangsi, Fukien ist er mit Sicherheit zu erwarten). Sie ist ebenso wenig stenök oder stenohyps wie die anderen beiden Arten und ebenso oligophag. Vielleicht deutet ihr breiterer und leicht konvexer Vorderflügel auf geringe Wanderneigung eines Waldbewohners, der sich sekundär der Kulturebene angepaßt hat. Vielleicht sind auch die relativ dünne Puppenhaut und die durch die lange freie Rüsselscheide (einzige im Bereich von vier Subfamilien) ungewöhnlich große Oberfläche Hinderungsgründe gegenüber Anpassungen in weiter nördlichen Erdräumen mit kürzerer Feuchtigkeitsperiode. — Überraschend ist andererseits das Vorkommen des in Kwangtung recht insulären (stenohypsen und stenöken) Waldbewohners *Issoria* bis Chekiang.

Die Zahl der tropischen Arten, die nicht nur küstenwärts via Tonkin, sondern auch über das Hochland von Yunnan nördlich vordringen, ist nicht groß. Von solchen sind mir bekannt geworden: *Papilio polytes* (Papil.), *Neptis hylas*, *Argynnis hyperbius*, *Precis orythia*, *hierte*, *almana*, *Vanessa canace* (Nymph.), *Macroglossum bombylans*, *Sataspes infernalis*, anscheinend nur als Wanderer *Herse* und die beiden *Acherontia* (Sphing.), *Platysamia cynthia*, *Actias selene*, *Cricula trifenestrata*<sup>1)</sup> (Saturn.), *Areas galactina*, *Amsacta lactinea*, *Diacrisia obliqua*, *Phissamia transiens* (Arct.), *Trabala vishnou* (Lasioc.).

## B. Die Ausbreitungswege von OH-Deszendenten (s. str.)

gehen — wie vorn gesagt — über Yunnan (sicher auch O-Tibet), Szechwan (bis S-Kansu) und dann im ganzen östlich. Zwischen Chekiang und Peping fehlen für die allermeisten Arten Fundortsangaben, nur für einige wenige (*Ampelophaga*) ist Tsingtao genannt. Daß sich OH-Formen in der Küstenzone zwischen Yangtse-Mündung und Peping halten und ausbreiten konnten, kann als ausgeschlossen gelten. Wenn sich nun z. B. *Clanis undulosa*, *Stibochiona nicea* nicht in Japan, wohl aber in Chekiang und Peping finden, so ist wohl die Arealverbindung über die

<sup>1)</sup> Östlich nur bis Tonkin und W-Yunnan (Tali-Gebiet).

Bergländer von Anhwei, Honan, Shansi zu denken<sup>1)</sup>. *Langia*, *Acosmeryx naga*, *Oxyambulyx ochracea* „gehen“ von Chekiang nordöstlich bis Japan. *Marumba sperchius*, *Dictyoploca* haben sich entweder über Japan, Korea westwärts über N-China verbreitet oder sind auf beiden Wegen nordwärts vorgedrungen.

Die Ausbreitungswege paläarktischer Elemente nach Süden hin fallen — wie bei der Anpassung beider Formen an kontinentale Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnisse vorausgesetzt werden konnte — vielfach mit denen von OH-Formen zusammen. *Eriboca narcea*, *Timelaea maculata*, *Sphecodina caudata*, *Kentochrysalis sieversi*, *Marumba maacki* scheinen den gleichen Weg wie *Clanis undulosa* und *Stibochiona* (nur in umgekehrter Richtung) gegangen zu sein. *Antheraea yamamai*, *Acosmeryx castanea*, *Lymantria monacha*, *Porthesia similis*, *Selenephra lunigera* u. v. a. drängen über Japan zum Yangtsegebiet. Die Areale anderer pazifisch paläarktischer Spezies (*Phyllosphingia*, *Ampelophaga rubiginosa*, *Rhagastis mongoliana*, *Theretra japonica* usw.) umfassen, wie das der zuletzt genannten OH-Deszendenten, beide Verbreitungswege.

Eurasiatische Elemente gehen im allgemeinen von N-Chekiang aus auf dem Inlandwege weiter südwestlich. Küstenwärts weiter bis Wenchow (27° n. Br.) gehen *Satyrus dryas*, *Apatura ilia*, *Polygonia C album*, bis Foochow (26°) *Colias hyale* und *Macroglossum stellatarum*. *Papilio machaon* erreicht küstenwärts Wenchow nicht mehr, sondern dringt anscheinend von N-Chekiang und dem Yangtsegebiet aus über die Hügel- und Bergländer bis N-Kwangtung, hat im Laufe der letzten 20 Jahre [8, S. 376], Fußnote sein Areal bis Canton ausgedehnt und auch den Sikiang bereits überschritten. *Celerio galii* und *C. euphorbiae costata* gehen küstenwärts südlich nicht über Petaiho [39.4° n. Br.) hinaus, wenigsten aber *galii* dringt (vielleicht über Shansi, Honan, Hupe, sicher aber) im Westen über Kansu, Szechwan, Yunnan bis zum O-Himalaya. Er trifft in W-China (Szechwan, Yunnan) im gleichen Areal und Biotop mit *Pergesa elpenor* (der küstenwärts bis ins Hügelland um Shanghai und von da südöstlich bis zum südlichen Hunan geht) und mit *Hippotion celerio* zusammen. *Hippotion* gilt als „erdweit“ verbreitet und gut oligo-

<sup>1)</sup> Die in einer früheren Arbeit [10, S. 103] auf Grund der Verbreitung von Waldtieren versuchte Karte der ehemaligen Waldverbreitung in China müßte also dahin abgeändert werden, daß nördlich vom Yangtse der Wald nicht ausgesprochen küstenwärts, sondern über die Bergländer von Anhwei, den Lu-, Wa yang-, Tai hang shan nach Chili verläuft.

phag, fehlt aber in ganz Ostasien, ausgenommen SW-Yunnan, wo er sehr häufig ist, während der andere flugstarke „Kosmopolit“ *Herse convolvuli* dort nur selten gefunden wurde (was aber vielleicht mit seiner nur zeitlich ausgeprägten Wanderlust zusammenhängt: in anderen Zeiten als denen, in welchen ich Yunnan bereiste, ist er vielleicht auch zahlreicher<sup>1)</sup>).

Pazifische Paläarktietier mit Tendenz zu südlicher Ausdehnung dringen vielfach sowohl küstenwärts wie innerlandes vor. Von den Spezies der Tabelle 4B (S. 515) gehen 5 küstenwärts bis Canton, 3 bis Foochow, 1 bis Wenchow (*Pieris melete*). In Yunnan treffen vielfach beide Gruppen zusammen, und *Cobias hyale*, *Vanessa urticae*, *Argynnis lathonia*, *Leucochloe daphnidice*, *Melanargia*, *Gonepteryx*, *Pieris melete*, z. T. auch *Papilio xuthus* und *machaon* gehören dort in Höhen um 2000 m zu den häufigsten Arten.

### III. Spezies mit riesenräumigen Arealen.

Tabelle 4.

#### A. Riesenräumige Areale tropischer Arten.

Spezies	Westöstl. Ausdehn. in Längengraden		Nordsüdl. Ausdehn. in Breitengraden		Vertikalareal	
	Grenz- längen	Sum- me	Grenz- breiten	Sum- me	Diffe- renz <sup>2)</sup>	Auf welcher Breite?
<i>Herse convolvuli</i> . . .	10w.-155° ö.L.	165°	20s.-53° n.Br.	73°	2100 m	23-25° n.Br.
<i>Theretra clotho</i> . . .	72-155° ö.L.	83°	30s.-40° n.Br.	70°	1100 m	23-25,5° n.Br.
„ <i>oldenlandiae</i> . . .	70-152° ö.L.	82°	30s.-37° n.Br.	67°	1100 m	23-25,5° n.Br.
„ <i>nessus</i> . . .	72-152° ö.L.	80°	30s.-35° n.Br.	65°	1000 m	23-25,5° n.Br.
<i>Neptis hylas</i> . . .	16-140° ö.L.	124°	10s.-53° n.Br.	63°	3000 m	23-32° n.Br.
<i>Vanessa canace</i> . . .	80-140° ö.L.	60°	8s.-45° n.Br.	53°	3000 m	23-32° n.Br.
<i>Philosamia cynthia</i> . .	74-134° ö.L.	60°	8s.-45° n.Br.	53°	2200 m	23-25° n.Br.
<i>Papilio polytes</i> . . .	70-130° ö.L.	60°	10s.-40° n.Br.	50°	2100 m	23-25° n.Br.
<i>Acherontia lachesis</i> . .	70-130° ö.L.	60°	10s.-40° n.Br.	50°	2000 m?	23-25° n.Br.
„ <i>styx</i> . . .	65-140° ö.L.	75°	8s.-40° n.Br.	48°	2000 m	23-25° n.Br.
<i>Macroglossum bombylans</i>	80-138° ö.L.	58°	8s.-40° n.Br.	48°	3000 m	23-32° n.Br.
<i>Papilio sarpedon</i> . .	75-155° ö.L.	80°	10s.-36° n.Br.	46°	1200 m	23-28° n.Br.
<i>Actias selene</i> . . .	72-132° ö.L.	60°	0-45° n.Br.	45°	2200 m	23-25° n.Br.
<i>Papilio helenus</i> . . .	75-132° ö.L.	57	10s.-33° n.Br.	43°	1200 m	23-28° n.Br.
„ <i>memnon</i> . . .	80-132° ö.L.	52°	8s.-33° n.Br.	41°	1000 m	23-28° n.Br.
<i>Sataspes infernalis</i> . .	88-120° ö.L.	32°	8s.-30,5° n.Br.	38,5°	2100 m	23-25° n.Br.

<sup>1)</sup> Die genaue Feststellung auch der Areale von „Kosmopoliten“ dürfte eine Vertiefung unsrer ökologischen Erkenntnisse bringen.

<sup>2)</sup> Minimum bei allen untersuchten Arten aller Tabellen = 0.

Tabelle 4 (Fortsetzung).

B. Riesenräumige Areale eurasiatischer<sup>1)</sup> Elemente.

Spezies	Westöstl. Ausdehn. in Längengraden		Nordsüdl. Ausdehn. in Breitengraden		Vertikalareal	
	Grenz- längen	Sum- me	Grenz- breiten	Sum- me	Diffe- renz	Auf welcher Breite ?
<i>Papilio machaon</i> . .	10 w.-160° ö.L.	170°	in Europa: 64-28° n. Br.	36°	2500 m	53-47° n.Br.
			in Ostasien: 54 <sup>1)</sup> -22,5 n.Br.	31,5°	2700 m	etw.30° n.Br.
<i>Diacrisia sannio</i> . . .	20 w.-140° ö.L.	160°	in Europa: 66-36° n. Br.	30°	2100 m	53-47° n. Br.
			in Ostasien: 54-25,5° n. Br.	28,5°	3000 m	40-30° n.Br.
<i>Celerio galii</i> . . . .	8 w.-145° ö.L.	153°	in Europa: 64-38° n. Br.	26°	1800 m	53-47° n.Br.
			in Ostasien: 54-25,5° n.Br.	28,5°	3900 m	40-30° n.Br.
<i>Gastropacha quercifolia</i>	10 w.-142° ö.L.	152°	in Europa: 62-36° n. Br.	26°	1000 m	53-47° n.Br.
			in Ostasien: 52-23,1° n.Br.	29°	2200 m	23-25° n.Br.
<i>Macroglossum stella- tarum</i>	10 w.-142° ö.L.	152°	in Europa: 63-32° n. Br.	28°	2500 m	53-47° n.Br.
			in Ostasien: 52-26° n. Br.	26°	3000 m	35-30° n.Br.
<i>Selenephora lunigera</i> .	6 w.-144° ö.L.	150°	in Europa: 68-45° n. Br.	23°	—	—
			in Europa: 53-30° n. Br.	23°	—	45-30° n.Br.
<i>Pergesa elpenor</i> . . .	10 w.-135° ö.L.	145°	in Europa: 63-40° n. Br.	22°	1500 m	53-47° n.Br.
			in Ostasien: 54-25,5° n.Br.	28,5°	3000 m	35-30° n.Br.
<i>Malacosoma neustria</i> .	10 w.-135° ö.L.	145°	in Europa: 65-36° n. Br.	29°	1600 m	53-47° n.Br.
			in Ostasien: 54-24,5° n.Br.	29,5°	3000 m	32-25° n.Br.
<i>Apatura iris</i> . . . . .	5 w.-140° ö.L.	145°	in Europa: 58-40° n. Br.	18°	1400 m	53-47° n.Br.
			in Ostasien: 54-30° n. Br.	24°	2700 m	35-30° n.Br.
<i>Apatura ilia</i> . . . . .	0-140° ö.L.	140°	in Europa: 62-42° n. Br.	20°	1400 m	53-47° n.Br.
			in Ostasien: 54-24,5° n.Br.	29,5°	3000 m	35-30° n.Br.

<sup>1)</sup> *Papilio machaon* und *Celerio galii* sind holarktisch, aber hier nur in ihrem altweltlichen Areal betrachtet.<sup>2)</sup> Die Nordgrenzen der ostasiatischen Teilareale sind nur Annäherungswerte.



Tabelle 4 (Fortsetzung).

## C. Riesenräumige Areale pazifisch paläarktischer Formen.

Spezies	Westöstl. Ausdehn. in Längengraden		Nordsüdl. Ausdehn. in Breitengraden		Vertikalareal	
	Grenz- längen	Sum- me	Grenz- breiten	Sum- me	Diffe- renz	Auf welcher Breite ?
<i>Pyrameis indica</i> . . .	72–145° ö.L.	73°	52–6° n.Br.	46°	4800 m	30–27° n.Br.
<i>Papilio bianor</i> . . . .	100–138° ö.L.	38°	54–20° n.Br.	34°	3000 m	30° n.Br.
„ <i>xuthus</i> . . . .	95–145° ö.L.	50°	54–22° n.Br.	32°	3000 m	30° n.Br.
<i>Smerinthus planus</i> . .	100–140° ö.L.	40°	52–24,5° n.Br.	27,5°	2200 m	30–25° n.Br.
<i>Epicopeia mencia</i> . .	100–134° ö.L.	34°	50–24,5° n.Br.	25,5°	2000 m	etw. 30° n.Br.
<i>Polygonia C aureum</i> .	102–140° ö.L.	38°	45–20° n.Br.	25°	2700 m	„ 30° n.Br.
<i>Papilio alcinous</i> . . .	101–143° ö.L.	42°	43–23° n.Br.	20°	2700 m	„ 30° n.Br.
<i>Hestina assimilis</i> . .	102–130° ö.L.	28°	40–20° n.Br.	20°	1500 m	„ 30° n.Br.
Wahrscheinlich mittel- sibirisch ist:						
<i>Pieris melete</i> . . . .	145–72° ö.L.	73°	48–25° n.Br.	23°	3600 m	32–30° n.Br.

Riesenräumige Areale asiatischer Tropisten sind also in erster Linie gekennzeichnet durch nordsüdliche Ausdehnung (36–73 Breitengrade, d. h. also etwa 4000–7000 km), der eine im allgemeinen noch etwas größere westöstliche (33–83 Längengrade) parallel geht. Areale von mehr als 100 Längengraden haben nur der große Wanderer *Herse*, sowie *Neptis hylas*, die etwa von 32° ab den Verbreitungsmodus von eurasiatischen Elementen übernimmt und westlich bis Mitteleuropa vordringt. Alle riesenräumigen Arten müssen euryök sein und fast alle sind Bewohner offenen Landes. Ursprünglich Waldbewohner sind *Sataspes* und *Areas*, ursprünglich Berglandtier ist *Macroglossum bombylans*, der in Südchina im „Winter“, in NO-Asien anscheinend in allen Jahreszeiten auch in die Ebene geht. Monophag für ein in S- und O-Asien weitverbreitete Pflanzengenus sind trotz ihrer Riesenräumigkeit *Sataspes* und *Vanessa canace* (auch *Macroglossum*?), monophag für eine Pflanzenfamilie alle *Papilio*. Daß 11 (7 Sphingiden, 4 Papilio) von den 17 angeführten Arten ausgezeichnete Flieger mit Neigung zum Wandern sind, ist naheliegend. Im Gebiet vorkommende Spezies mit riesenräumigen Arealen sind weiter *Precis orythia*, *almana*, *Argynnis hyperbius* (Nymph.), *Terias hecabe* (Pier.) *Zemeros fleggyas* (Eryc.). Auch Arctiidae sind relativ stark vertreten (noch *Diacrisia obliqua*, *Amsacta lactinea*, *Phissamia transiens* bis Mittelszechwan). Die Zahl der — europäisch gesagt — bis zur Breite von Neapel nördlich dringenden Tropisten ist also beträchtlich. Die nördlichsten beobachteten Vor-

kommen liegen auf 45 und 49° (*hylas*). *Herse* ist mir aus Ostasien mit Sicherheit nur bis 40° bekannt. Vertikal riesenräumig (d. h. in annähernd gleichen geographischen Räumen Höhen von wenigstens 3000 m umfassend) sind von den in Betracht gezogenen Arten *Neptis hylas*, *Precis orythia* und *almana*, *Vanessa canace*, *Zemeros flegyas*, *Macroglossum bombylans*, *Diacrisia obliqua* (bis 2700 m), d. s. 8 von 25 (= 32%) der Spezies.

Für eurasiatische Elemente ist die Riesenräumigkeit durch die west-östliche Ausdehnung des Horizontalareals (anscheinend stets über 100 Längengrade) bestimmt. Das Maximum der nordsüdlichen Ausdehnung (37 Breitengrade) ist etwa gleich dem Minimum bei riesenräumigen tropischen Arten (32). Zum Vergleich der Nordsüd- und Vertikalausdehnung der Artareale in Europa und am Pazifik wurden weiter folgende Spezies untersucht (Tabelle 5).

21 von 26 der verglichenen Arten haben ein Vertikalareal von rund 3000 m und mehr, nur bei *Gastropacha quercifolia*, *Limenitis populi*, *Selenephora lunigera*, *Dicranura erminea*, *Lymantria monacha* bleibt das Maximum darunter (infolge geringen Beobachtungsmaterials?). Die Maxima aller ostasiatischen Rassen liegen nicht unwesentlich höher als in Europa. Die von *Vanessa urticae* und *Pieris brassicae* aus SW-Tibet gemeldeten äußersten Höhen von 6000 und 5100 m gehören zu den höchsten von Lepidopteren bekannten und stempeln die Vertikalareale der beiden Spezies zu den riesenräumigsten unter Lepidopteren überhaupt. Nur *Herse* ist in Asien noch nicht aus solchen Höhen wie in Europa (2800 m) gemeldet worden, ohne Zweifel nur infolge mangelnder Beobachtung.

Noch auffallender erscheint bei ostasiatischen Teilarealen die Verschiebung der Arealgrenzen nach Süden. Im beobachteten Minimum geht das Artareal in Ostasien 4, im Maximum 17,5 Breitengrade (also fast 2000 km) weiter nach S als in Europa. Daß nicht biologische Differenzierung, sondern mechanische Hindernisse (die Sahara und ihre Randgebiete) die Ursachen des geringen Nordsüdareals der betreffenden Arten in der atlantischen Paläarktis sind, zeigt die alleinige Ausnahme. *Colias hyale*. Sie hat den einzigen — wenn auch nicht optimalen, so doch — gangbaren Weg durch Ägypten gefunden und ist in den Bergländern bis Abessinien und zum Sudan vorgedrungen. Vermutlich erreicht sie dort auch ein höheres Vertikalmaximum als in Ostasien.

Umgekehrt bleibt das pazifische Teilareal von eurasiatischen Elementen im N zurück, im Mindestfalle um 5, im Höchstfalle um 13 Breitengrade. Ursache des weiter nördlichen Vorkommens in Europa (Südskandinavien, Finnland) ist natürlich einmal der ausgesprochene Tief-

Tabelle 5.

Nordsüd- und Vertikalareal von eurasiatischen<sup>1)</sup> Elementen am Atlantik und Pazifik.

Spezies	Nordsüdl. Ausdehnung in Breitengraden		Vertikalareal		
	Grenzbreiten	Summe	Grenzhöhen	Summe	Auf welch. Breite?
<i>Colias hyale</i>	Atlant. Pal.: 62–c. 10 Ostas.: 54 <sup>2)</sup> –25	52 29	— —	2500 3000	47 n. B. 30 n. B.
<i>Pieris rapae</i>	Atlant. Pal.: 64–34 Ostas.: 52–25	30 27	— —	3000 3000	47 n. B. 30 n. B.
<i>Gonepteryx rhamni</i>	Atlant. Pal.: 65–35 Ostas.: 54–24,5	30 29,5	— —	2200 3000	47 n. B. 30 n. B.
<i>Aporia crataegi</i>	Atlant. Pal.: 63–34 Ostas.: 52–30	29 22	— —	2400 3000	47 n. B. 30 n. B.
<i>Leptosia sinapis</i>	Atlant. Pal.: 64–36 Ostas.: 54–30	28 24	— —	1000 3000	47 n. B. 30 n. B.
<i>Anthocharis cardamines</i>	Atlant. Pal.: 62–36 Ostas.: 54–30	26 24	— —	2000 3000	47 n. B. 30 n. B.
<i>Argynnis lathonia</i>	Atlant. Pal.: 64–28 Ostas.: 53–24	36 29	— —	2800 3000	47 n. B. 30 n. B.
<i>Vanessa urticae</i>	Atlant. Pal.: 66–36 Ostas.: 54(?)–25	30 29	— —	3500 6000	47 n. B. c. 31 n. B.
<i>Vanessa jo</i>	Atlant. Pal.: 66–38 Ostas.: 56(?)–32	28 24	— —	2500 3000	47 n. B. 30 n. B.
<i>Vanessa antiopa</i>	Atlant. Pal.: 65–35 Ostas.: 56–29,5	30 26,5	— —	2500 3000	47 n. B. 30 n. B.
<i>Polygonia C album</i>	Atlant. Pal.: 64–34 Ostas.: 53–27	30 26	— —	1600 3000	47 n. B. 30 n. B.
<i>Limenitis populi</i>	Atlant. Pal.: 62–43 Ostas.: 52–30	19 22	— —	c. 1000 2000	47 n. B. 30 n. B.
<i>Lymantria dispar</i>	Atlant. Pal.: 62–34 Ostas.: 52–23	28 29	— —	— 3000	— 30 n. B.
<i>Spilosoma menthastris</i>	Atlant. Pal.: 64–34 Ostas.: 53–25,5	30 27,5	— —	— 3000	— 30 n. B.
<i>Lymantria monacha</i>	Atlant. Pal.: 60–40,5 Ostas.: 53–30	22 23	— —	— c. 1500?	— 30 n. B.
<i>Dicranura erminea</i>	Atlant. Pal.: 58–42 Ostas.: 53–24,5	16 28,5	— —	— 2200	— 30–25 n. B.

<sup>1)</sup> *Polygonia C album* ist holarktisch, aber hier nur in seinen altweltlichen Arealen verglichen.

<sup>2)</sup> Die asiatischen Randgrenzen aller Areale sind nur Annäherungswerte.

landcharakter dieser Landschaften, ferner der wärmende Einfluß des viel weiter das Land zerlegenden Meeres, insbesondere des Golfstroms. Ein Vergleich der Monatsisothermen des nördlichsten Vorkommens einer Art in Europa und Ostasien würde vermutlich die klimatische Bedingtheit dieses Vorkommens und damit der N-Grenze des Artareals erkennen lassen, auch zeigen, ob die Rassen am Atlantik und Pazifik physiologisch gleich oder verschieden sind.

Großräumig pazifisch paläarktische Formen haben nordsüdlich annähernd die gleiche Ausbreitungstendenz wie eurasiatische Elemente (20–36 Breitengrade), aber nur eine etwa bis halb so große westöstliche. Nur *Pyrameis indica* und *Pieris melete* machen Ausnahmen. Bei *Pyrameis* kann man zunächst im Zweifel sein, ob sie als Paläarkte anzusprechen ist (sie geht über Luzon und Celebes, ALFKEN meldet sie sogar — ob mit Recht? — als *atalanta* von Neuseeland). Sie ist aber im N ihres Areals häufiger als im S, ist dort in der Hauptsache „Winterflieger“ (siehe S. 520) oder vorwiegend Gebirgstier (Himalaya, Nilgiris, Bergland Ceylons) und hat ein Vertikalareal von 4800 m! Sie muß in der winterlichen Trockenzeit vom Himalaya bis Ceylon vorgedrungen sein, ihr Vorkommen wieder in Formosa, den Philippinen, Celebes läßt an einen zweiten — wenigstens zeitweise gangbaren — Weg (siehe S. 494 oben) in dieser Richtung denken. — *Pieris melete* geht im pazifischen Gebiet südlich bis Chekiang; ihr Hauptverbreitungsweg führt innerlandes über Kansu, Szechwan, Yunnan, anscheinend auch in breiter Front über die Mongolei und Tibet bis zum NW-Himalaya. Sie ist vielleicht am besten als mittelsibirisches Formenelement bezeichnet.

#### IV. Expansion nach der Richtung des geringsten biologischen Widerstandes.

##### A. Paläarktier in Tropenrandgebieten.

Die geringe nordsüdliche Ausdehnung Europas und die mechanischen Ausbreitungsschranken an dreien seiner Seiten haben die physiologischen Möglichkeiten des Organismus im europäischen Raume nur beschränkt zur Entwicklung kommen lassen, und die gewaltige Schere des nord- und mitteleuropäischen Winters hat Versuche des Organismus, seine Eigengesetzlichkeit zu behaupten oder weiter zu bilden, scharf beschnitten. Die primär in der Physiologie des Organismus begründeten (nicht durch Umweltfaktoren abgeänderten) Entwicklungsmöglichkeiten zeigt das Lebewesen in Tropen ohne Jahreszeitengliederung. Wie verhalten sich nun durch äußere Faktoren an paläarktischen

Entwicklungsrhythmus angepaßte Organismen, insbesondere eurasiatische Elemente, wenn ihnen die Möglichkeit, in die Tropen einzudringen, geboten ist?

Erscheinungszeiten, Biotop, Nährpflanzen von eurasiatischen Elementen, die bis in Tropenrandgebiete und weiter vorgedrungen sind.

1. *Pyrameis cardui*. In der Canton-Gegend (23,1° n. Br., etwa 30 m Seehöhe) einzeln, Erscheinungszeiten zwischen 24. XI. und 18. IV., Hauptzeit anscheinend nach Mitte März, in N-Kwangtung (24,5° n. Br., 700 m Seehöhe, Dr) 1 Tier schon 30. IX., von Foochow (26° n. Br., Seehöhe?, Koll. HÖNE) 2 Tiere vom 9. und 29. V. Biotop: steriler Grund (Wegrand, Schuttplatz und ähnliche kahle Stellen). Futterpflanzen: *Gnaphalium*, *Artemisia*, *Blumea*, *Zornia*.

2. *Pyrameis indica*. Canton-Gebiet: 10. III. bis 12. V. (Hauptzeit April) und 22. IX. (Lofaoshan, 700 m Höhe) bis 24. XI. In N-Kwangtung im Frühling etwa ebenso lange, im Hochsommer aber schon wieder 30. VIII. und 7. IX. (Dr.). Viel häufiger als *cardui*. Biotop: Trockentränder von Kulturlandschaften (ungepflegte Gärten, Stadtmauern, Ränder von Obstpflanzungen). Nährpflanzen: *Boehmeria*, selten *Cannabis*.

3. *Utetheisa pulchella*. Canton-Gebiet zwischen 8. X. bis 8. IV. ziemlich häufig gesehen, aus der heißfeuchten Zeit nur 1 ♂ von N-Kwangtung (12. VII. Linchow, sonst übersehen?). Von Amoy (24,3° n. Br.) aber 10 Tiere (Koll. HÖNE) vom VIII. Biotop: Grasbrache.

4. *Cerura erminea*. Canton-Gebiet<sup>1)</sup> zwischen 21. II. bis 10. V. Futter: *Salix*. Biotop: liches Gehölz, Gartenland um Dorfränder.

5. *Lymantria dispar*. Canton 1 ♂ 10. IV., Obstgarten, N-Gebiet 1 ♂ 31. V.

6. *Agrotis ypsilon*. Canton-Gebiet: nicht selten zwischen 28. X. bis 13. IV. Biotop: Dorfränder, Gartenland.

7. *Malacosoma neustria*. N-Kwangtung: nicht selten zwischen 6. IV. bis 24. VI., Hauptzeit 1. Maihälfte. Biotop: Montanwälder mit viel *Prunus*-, *Pirus*-Arten.

8. *Spilosoma menthastri*. N-Kwangtung (25,5° n. Br.) in 2 Generationen, zwischen 20. bis 29. IV. und 28. IX. bis 7. X. beobachtet, lokal und einzeln. Biotop: Dorfränder, Gartenland.

<sup>1)</sup> Puppen aus N-Kwangtung (24,5–25,5° n. B. und etwa 700 m Seehöhe) nach Canton gebracht, erste Erscheinungszeiten am ursprünglichen Flugplatz der Tiere etwa 1 Monat später.

9. *Gastropacha quercifolia*. N-Kwangtung: nicht selten, 1. Generation (Ende IV. und) 4. bis 25. V., 2. Generation 29. VI. bis 23. VIII. Biotop: lichter Montanwald in etwa 700 m mit viel *Prunus*- und *Pirus*-Arten. Futter: *Prunus persica*, *Pirus* sp., *Elaeocarpus* (Tiliaceae). Vom Canton-Gebiet nur 2 Tiere vom 5. (♂) und 20. VI. (♂), also wohl schon 2. Generation, aus Obstpflanzung mit viel *Prunus mume* (Nährpflanze) auf etwa 20 m Seehöhe.

10. *Polygonia C aureum*. Canton-Gebiet, sehr lokal, aber an seinen Flugplätzen häufig. Vorliegendes Material zwischen 30. III. bis II. V. (Hauptzeit April), 2 Tiere vom 19. VI., 1 Tier vom 7. VII. 2. Hauptzeit 20. IX. bis 25. XI. (wahrscheinlich einzeln weiter bis März). Von N-Kwangtung Tiere der 1. Hauptzeit bis 25. V. und auch in der heißen Zeit nicht selten (10. VIII. = 3, 17. VIII. = 1 Tier; je 1 Tier vom 10. VIII. und 30. IX. schon scharf gezackte Trockenzeitform wie im Südgebiet im November). Biotop: trockene besonnte Ruderalplätze, auf denen sich *Humulus japonicus*, die Nährpflanze, findet.

11. *Papilio machaon*. Canton-Gebiet, 1. Generation 22. II. bis 19. IV., im Norden der Provinz gehören wohl die Tiere zwischen 26. III. bis 29. V. zu ihr. — 2. Generation: (28. V. bis) 10. bis 24. VI. — 3. Generation: 20. VII. bis 10. VIII. — 4. Generation: 22. VIII. bis 6. X. Vielleicht kommen im Süden auf Teile einer 5. Generation vor. Biotop: Hänge mit Gras, Stauden, Einzelbusch, im April auch die Kulturebene.

Anscheinend besteht also für Paläarktler die Möglichkeit, in die besiedelbaren Tropen und Subtropen einzudringen in der kühl-trockenen Zeit, die ja hinsichtlich der meteorologischen Faktoren (Maxima, Tagesschwankung der Wärme, Luftdruck usw.) den Verhältnissen in höheren Breiten am nächsten kommt. Die erstgenannten 8 Arten behalten auch die Erscheinungszyklen in der Zeit mit kontinentaler Wärmeverteilung durch den Tag, also der Trockenzeit (Oktober bis 1. Hälfte April, in N-Kwangtung bis Mai) bei, die meisten von ihnen nach dem vorhandenen Material (Koll. MELL) ausschließlich. Auch die Flugzeiten von *Malacosoma neustria* liegen — da im Norden der Provinz die Regenzeit später eintritt — zum größten Teile in der Zeit mit ausgesprochen kontinentaler Wärmeverteilung durch den Tag. Übrigens sind in den meisten meiner Fangplätze in den im allgemeinen subtropischen Bergländern im Norden von Kwangtung von 700 m aufwärts (Dr. Qu. M. ganz bes. M) die Tagesschwankungen auch im Juli–August etwa 8–10°C. also durchaus untropisch und Paläarktler Anpassungen ermöglichend.

Eingenerationenzyklus wird dabei nach dem Beobachtungsmateriale nur von *Cerura*, *Lymantria Malocosoma* beibehalten. *Spilosoma* bildet

anscheinend eine Frühjahrs- und eine Herbstgeneration, die anderen bilden 2–3 Generationen zwischen Oktober und April. Die letzten 3 Arten zeigen alle Übergänge zur Anpassung an heißfeuchte Zeiten. *Gastropacha* braucht vielleicht kontinentale Wärmeverteilung (Tageschwankungen von etwa 10–15° C) als Raupe. Die Flugzeit der 2. Generation liegt aber im N und S der Provinz in der heißfeuchten Zeit, Puppen- und Ende des Raupenstadiums auch. Man muß also wohl annehmen, daß Verminderungen in der Vermehrungsstärke, wie sie infolge schneller Entwicklung wohl dann eintreten, in der Trockenzeit wieder ausgeglichen werden. *Polygonia* läßt die beiden Hauptflugzeiten im Frühjahr und Herbst noch erkennen, fliegt aber bereits — wenn auch in verminderter Zahl — durch das ganze Jahr. *Papilio machaon* hat ganz den Entwicklungsmodus tropisch südchinesischer Rinnen- und Segelfalter.

Von den in Betracht gezogenen 11 Arten sind 5 typische Bewohner von Ruderalplätzen, 1 von Grasbrache, 2 wurden in ungepflegten menschlichen Obstpflanzungen gefunden; 8 von 11 bewohnen also Gelände, das im allgemeinen von Tropentieren vernachlässigt ist.<sup>1)</sup> Die theoretisch mögliche Folgerung, daß sich Paläarktier im Schutze des Waldes mit dem Tropenklima abgefunden hätten, trifft also nicht zu. Nur *Malacosoma* ist Walddier geblieben (in Europa z. T. Kulturfolger geworden), die in bezug auf ihren Biotop recht euryöke *Gastropacha quercifolia* allein ist im Norden der Provinz Walddier „geworden“.

### Nährpflanzenwahl und Südexpansion.

*Pyrameis cardui* frißt Wegrand-„Unkräuter“, für die ich kein tropisches Tier als Interessenten kenne. *P. indica* und *Polygonia C aureum* fressen Urticaceen, für die im Biotop keine Konkurrenz vorhanden ist<sup>2)</sup>. *Malacosoma* und *Gastropacha* fressen Prunus-<sup>3)</sup> und Pirus-

<sup>1)</sup> Nur *Precis* finden sich auch an solchen Orten.

<sup>2)</sup> Die tropischen und subtropischen südchinesischen Urticaceenfresser sind Walddiere (*Symbrenthia*) oder bevorzugen wenigstens stark gedeckten Grund mit Busch in Hügel- und Buschland (*Pareba*), verbringen den „Winter“ auch im allgemeinen als Puppe.

<sup>3)</sup> Außer den beiden genannten Arten fressen in Südchina an ihnen (vor allem an dem weitaus am meisten kultivierten Pfirsiche): *Marumba gaschkewitschi* (Sphing.), *Porthesia virguncula* (Lym.), *Narosa ochracea* (Limaec.), *Moma chandra* (Acronict.). Außer *Narosa* scheinen auch sie paläarktische Beziehungen zu haben (*Marumba gaschk.* = nördlicher Absproß eines im allgemeinen südlichen Genus, *Moma* und *Porthesia* = südliche Absprosse mehr nördlich beheimateter Sippen). Bei *Moma* (nur 4 Tiere im Canton-Gebiet zwischen 12. XI. bis 24. III., in den Bergländern im N-Kwangtung 1 Tier VIII.) und *Porthesia*

Arten (besonders Pfirsich), die 6–7 Breitengrade nördlicher beheimatet und vom Menschen nach Süden gebracht worden sind. Die genannten Rosifloren haben anscheinend im kontinentalen S-China die Grenzen ihrer sexuellen Fortpflanzungs- und damit wohl auch ihrer artlichen Existenzfähigkeit auf Meeresniveau. Damit wäre auch die S-Grenze für die auf ihnen lebenden Lepidopteren gegeben, wenn sie nicht imstande sind, sich immergrüne Hölzer als Futterpflanzen ihrer Raupen umzustellen, was mir bisher nur von *Gastropacha* (auf *Elaeocarpus* = *Tiliaceae*) bekannt ist. *Papilio machao* ist Spezialist für Umbelliferen — das sind, ebenso wie winterkahle Rosifloren, — Gewächse, die dadurch ihre paläarktische Herkunft zeigen, daß sich (in Südchina) kein Tropenschmetterling auf sie eingestellt hat. Die beiden pazifisch paläarktischen *Papilio* (*xuthus*, *bianor*), die ihr Gebiet südlich bis über den Wendekreis vorgeschoben haben, sind zwar auch Rutaceenfresser (wie fast alle Rinnenfalter im Gebiet außer *P. machao*), bevorzugen aber *Evodia*, besonders *meliaefolia* (nicht *Citrus*, *Xanthoxylum*, *Clausenia* wie die Inder).

Paläarktier, die bis in die Tropen dringen, sind dazu fähig und tun dies gemäß ihrer physiologischen Konstitution, die durch die Umweltfaktoren ihres Heimatareals festgelegt ist. Dabei geraten sie hinsichtlich Zeit (wenige südliche Spezies fliegen noch), Biotop und Nährpflanzenwahl in den Raum des geringsten biologischen Widerstandes, was ihre Ausbreitung — im Rahmen dieser physiologischen Gebundenheit — ermöglicht. Ihr Vordringen nach Süden wird dadurch erleichtert, daß sie sich zu einem nicht unbeträchtlichen Teile an Nutzpflanzen des wie sie vom Norden gekommenen Menschen anpaßten oder an die „Unkräuter“ (*Gnaphalium* — *Boehmeria*, *Humulus*) auf den Abfallplätzen an den Rändern seiner Siedlungen. Wenn die polyphage *Spilosoma menthastris* am wenigsten weit nach Süden (25,5°) gelangt und dort von den genannten Spezies am seltensten geblieben ist, so könnte das damit zusammenhängen, daß sie auf biologischen Widerstand stieß: hinsichtlich Zeit, Biotop und Nährpflanzenwahl auf drei höchst vitale Konkurrenten aus dem gleichen Subfamilienbereiche, die aber als Tropisten mehr an die klimatischen Verhältnisse des südlichen Lebensraumes angepaßt sind als der Einwanderer, nämlich *Phissamia transiens*, *Diacrisia obliqua*, *Cretonotus gangis*.

(beobachtete Flugzeiten im Canton-Gebiet zwischen 14. XI. bis 18. IV. und 3. V.) lassen auch die Flugzeiten Anpassungen an die meteorologischen Verhältnisse paläarktischer Lebensräume erkennen.



## B. Tropisten.

Auch bei weit nach Norden gedrungenen expansiven Tropentieren läßt sich wenigstens hinsichtlich der Nahrungswahl bei vielen der Vorstoß nach der Richtung des geringsten Widerstandes hin glaubhaft machen. Die tropischen *Papilio* (s. str.) sind Spezialisten für Rutaceae, die der *Cosmodesmus*-Gruppe für Lauraceae, Anonaceae, Magnoliaceae, die entweder von den allermeisten anderen Lepidopterenraupen verschmäht oder die sogar bei Zwangsfütterung für sehr polyphage Spezies schädlich, ja tödlich wirken (*ex ovo* — Zucht von *Diacrisia obliqua* in Canton bei Fütterung mit Rutaceae). Auch die giftigen Asclepiadeae (für die fast alle chinesischen Danaidae monophag sind), die holzigen Euphorbiaceae (*Platysamia*, *Actias selene* fressen sie, *Histia rhodope* und 4 andere südchinesische Chalcosiidae sind monophag für sie), die Sapindaceae (Futter von *Dudusa*), Verbenaceae (Hauptnährpflanzen beider *Acherontia* und beider *Psilogramma*), die Gattung *Smilax* (Futter von *Vanessa canace*) werden meines Wissens von keiner paläarktischen Falterspezies<sup>1)</sup> angenommen und ermöglichen vielleicht den für sie mehr oder weniger spezialisierten Tierarten durch reichlichere Ernährungsmöglichkeit die weniger günstige klimatische Faktoren zu kompensieren. *Theretra nessus* (Futter: Dioscorea), *Th. oldenlandiae* (Futter: Colocasia, Balsamia u. a.) haben sich an tropische Kultur- oder Zierpflanzen (Balsamina) angepaßt, deren Anbau weit nach Norden hin das Vordringen der Falter nach Norden zum wenigsten erleichtert, zumal die Futterkonkurrenz sich im Norden verringert. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Th. clotho* (Vitaceen-Fresser: die Zahl der Vitaceen-Spezies wird nördlich von 23° größer, die Zahl der an ihnen fressenden Insekten geringer). Die indische *Cocytodes coerulea* (Noct.) geht mit der kultivierten *Boehmeria nivea* bis zum hochgebirgigen Yunnan und bis zum Ussurigebiet.

## V. Andere Faktoren bestimmen die Arealgrößen.

a) Bei den Pieriden-Gattungen *Delias*, *Dercas*, *Aporia* scheint die Frage des Wärmehaushaltes für das Vorkommen ausschlaggebend. Alle drei in Kwangtung vorkommenden *Delias* sind monophag oder fast monophag für *Loranthus*. Für diese Pflanzengattung haben sich in der Cantongegend 1 *Euthalia (lubentina)*, 2 Lycaeniden (*Tajuria cippus*, *Pratava deva*), eine mir unbekannte und seltene, kleine

<sup>1)</sup> In manchen Biotopen der euryöken *Vanessa* auch von der indischen *Eusemia lectrix* als eine Nährpflanze angenommen, im subtropischen Montanwald der Osthimalayana auch von *Aemonia amathusia*.

Limacodide, sowie eine Sarrothripine spezialisiert, dagegen meines Wissens kein paläarktisches Lepidopteron in irgendeinem Teilareale der Arten in S- und SO-China. *Delias aglaia* ist in Kwangtung euryök und eurytop, *D. stollii* in seinem Biotop sehr häufig, beide lassen eine Betonung der kontinental thermischen Trockenzeit als Flugperiode deutlich erkennen. *D. belladonna* ist Bergwaldbewohner (OH), also „an sich“ an meteorologisch ähnliche Erdräume angepaßt; sie fängt zuweilen an zu wandern, verfliegt sich dann bis in die Kulturebene, wo sie sich aber anscheinend nicht halten kann. Nur sie geht auffallenderweise bis Chekiang (W)<sup>1)</sup>, die beiden tropischen, in Kwangtung vorwiegend (*aglaia*) oder ausschließlich in der Küstenzone vorkommenden Spezies fehlen dort, wo meines Wissens auch alle ihre Nahrungskonkurrenten verschwunden sind, treten aber wieder in Formosa auf.

Von den drei in Kwangtung fliegenden *Dercas* ist *verhuelli* (Ich, Futterpflanze: *Dalbergia*)<sup>2)</sup> auf die Küstenzone beschränkt, *lycorias* und *nina* sind OH, und alle erscheinen besonders in Zeiten mit kontinentaler Wärmeverteilung durch den Tag. Nur *lycorias* geht bis Chekiang. Von *Aporia* (*Metaporis*) finden sich in anscheinend vertikal wenig verschiedenen höheren Mittel- und auch in Hochgebirgslagen W-Chinas etwa ein Dutzend Arten, nur wenige haben größere Horizontalareale und die, deren Futterpflanzen bekannt sind, scheinen monophag für untereinander sehr nahe verwandte *Mahonia* und *Berberis spec.* (*Berberidaceae*). Anscheinend ist für diese 3 Pieridengenera der Ort des geringsten biologischen Widerstandes für Vorkommen und Vordringen ohne Bedeutung, sondern eine spezifische klimatische Situation: kontinentale Wärmeschwankung durch den Tag zum wenigsten für eine Raupengeneration im Jahreszyklus<sup>3)</sup>.

b) Areal und Flugzeit. Geringere Wärme und größere Wärmeschwankungen durch den Tag scheinen für 3 Saturniidengenera *Eriogyna* (*pyretorum*), *Dictyoploca*, z. T. auch *Antheraea* zum Schlüpfen erforderlich. Überdauern der heißesten Zeit als Puppe, Flugzeit Oktober bis Anfang November, Überwinterung als Ei (*Dictyoploca* in Kwangtung) müssen nicht Anzeichen nordischer Herkunft sein. Der weitmaschige Netzkokon von *Dictyoploca* (der die Puppe klimatischen Einwirkungen ebenso preisgibt, als ob sie frei im Raume hinge), Seehöhe des Vorkommens, Biotop (*Castano-Quercetum*) und Lage des Horizontalareals erlauben wohl *Dictyoploca* als OH zu betrachten.

<sup>1)</sup> Ob BOWRINGS *D. sanaka adelma* von Wenchow vielleicht *D. aglaia* ist?

<sup>2)</sup> Auch angenommen von *Eriboea*-Arten.

<sup>3)</sup> *Aporia* haben nur eine, *Dercas nina* anscheinend auch.

*Eriogyna pyretorum* findet sich von N-China<sup>1)</sup> (anscheinend einzeln) innerlandes über Mittelchina, Szechwan, Yunnan bis „N-Indien“ (wo?), küstenwärts über Chekiang-Kwangtung-Hainan bis Tonkin<sup>2)</sup>. Ihr Häufigkeitszentrum liegt im kontinentalen S-China, insbesondere in tieferen Lagen der Küstenzone von Kwangtung. Nach Horizontalareal und Häufigkeit möchte man *Eriogyna* also als subtropisch-chinesisch bezeichnen. Ihr obligatorischer Eingenerationenzyklus (die Puppe überliegt in S-Kwangtung von Ende Mai, Anfang Juni bis Januar), ihr Vorkommen in Yunnan, Szechwan, die zur Eibedeckung dienende starke Afterwolle des ♀, die Flugzeit im „Winter“ (Canton-Ebene; Hauptzeit: Mitte Januar bis Ende Februar)<sup>3)</sup> kennzeichnen sie als an tiefere Temperaturen und größere Wärmeschwankungen angepaßt. Sie kann also nur nordischen Ursprungs (dagegen spricht ihr Fehlen nördlich von 40°, ihre Seltenheit nördlich von 30° n. Br.) oder OH sein, und ich sehe keine andere Möglichkeit, sie — wenn auch mit innerem Widerstreben — als OH-Deszendente zu bezeichnen, der durch erdgeschichtliche Vorgänge auf Meeresniveau herabgedrückt und dort obligatorischer Winterflieger wurde, da die Meteorologie der Tiefe in dieser Zeit für ihn optimal und biologischer Widerstand im Januar-Februar nicht vorhanden ist<sup>4)</sup>.

Die drei in Kwangtung vorkommenden *Antheraea*<sup>5)</sup> möchte man nach Horizontal- und Vertikalareal und Biotop (Castano-Quercetum) als OH ansehen. Sie sind aus Kwangtung von Norden und nicht unter

<sup>1)</sup> JORDAN (in SEITZ I, 2, S. 221) nennt auch das Amurland. MOLTRECHT [12] erwähnt sie weder vom Amur- noch Ussurigebiet.

<sup>2)</sup> CANDEZE [1] nennt ohne nähere Fundortsangabe auch Cambodja.

<sup>3)</sup> Januarmittel: 12–20–15° C, Minimum + 1,5, Maximum + 30° C; Februartemperaturen: Mittel = 12–20–15, Minimum + 5, Maximum + 25° C.

<sup>4)</sup> Ähnliche Verhältnisse zeigen die Erscheinungszeiten von *Amorphulus chinensis* (Sphing., [5, Spez. Teil, S. 180ff.]: Hauptflugzeiten in S-Kwangtung Januar bis Mai und September-Oktober), von *Apona ligustri*, *Mallactus pandya*, *Pseudojana incandescens*, *Ganisa postica*, bei den vorkommenden *Palirisa*, z. T. auch *Eupterote testacea* (Eupterotidae, [7, S. 412ff.]) in Südchina. Sie sind deshalb wie *Eriogyna* als OH betrachtet.

<sup>5)</sup> A. SEITZ sagt (Großschmetterlinge, X, S. 499) in einer seinen ausgezeichneten Einführungen zu den verschiedenen Lepidopteren-Familien, daß *Antheraea*, *Actias* usw. einander vertreten, „so daß fast in keinem Punkte der Erde mehr als eine Art von jeder Gattung gefunden wird.“ Für China trifft das nicht zu. In N-Kwangtung leben *Anth. roylei*, *frithi* und *assamensis* im gleichen Biotope, in S-Kwangtung die beiden ersteren, in Chekiang *yamamai* und *frithi* am gleichen Orte. Ähnlich ist es mit *Actias*.

600 m, bisher aber nicht von W-China bekannt. In den Bergländern S-Chinas fehlen sie — aber im Gebiet der großen, locker gestellten Canariumpflanzungen der Canton-Ebene (100–25 m Seehöhe) treten plötzlich *A. roylei* und *frithi*, die Raupen z. T. auf den gleichen Canariumbäumen, wieder auf, eine biogeographisch z. Z. nicht deutbare Diskontinuität auf kleinem Raume, die veranlassen könnte, die Arten als tropisch anzusehen. Während auf 24,7–25,5° n. Br. und rund 700 m Seehöhe die Raupen der 2. Generation sich zwischen 20. X. bis 15. XI. einspannen, fraßen die der Canton-Ebene (23,1° n. Br., etwa 30 m Seehöhe bis Dezember–Januar), erschienen also länger hingezogen und später als in höheren Breiten und Lagen, vermutlich weil die für die Art anscheinend entwicklungsfördernden tieferen Temperaturen später eintreten. Ein Hinweis, der die Eingliederung der Arten als OH (der durch das Vorkommen der Spezies in der Canton-Ebene zweifelhaft geworden zu sein schien) wieder stützt.

c) Erdgeschichtliche Vorgänge. Die bei Areal und Flugzeit von *Eriogyna*, *Amorphulus*, *Antheraea* gezeigten Besonderheiten lassen eine Veränderung der Artareale durch erdgeschichtliche Vorgänge in Erwägung ziehen. Diese Erwägungen werden zwingend bei Betrachtung der Lebensräume von *Polyptychus draconis*, *Exsula dentatrix* und der *Marumba* der *spectabilis*-Gruppe. *Marumba spectabilis* erscheint von N-Indien bis N-Kwangtung nach Färbung und Armatur nur unwesentlich differenziert. Die in Chekiang auftretende Vikariante ist nach Färbung und Zeichnung subspezifisch abgeändert, nach der Armatur jedoch so stark, daß sie als besondere Art abgetrennt werden muß. Der nächstliegende Deutungsversuch scheint: die Chekiang-Vikariante der Gruppe wurde durch erdgeschichtliche Vorgänge isoliert und artlich differenziert. Nach Beseitigung der westöstlich gerichteten mechanischen Ausbreitungsschranken drangen Vertreter der Art wieder von NO-Indien her über N-Kwangtung (Fukien) bis Formosa vor, die sich infolgedessen von der indischen darum weniger unterscheiden als von der räumlich näheren, der von Chekiang.

In ähnlicher Weise wurde das Areal der süd- und ostasiatischen *Polyptychus* zerlegt. Von Indien bis S-China fliegt *P. trilineatus*, von Chekiang südlich bis Hunan, westlich bis W-Yunnan (Tali-Gebiet) *P. draconis*, der in erster Linie hinsichtlich der stark abgeänderten Armatur als scharf differenzierte Spezies betrachtet werden muß. Nach Verschwinden der mechanischen Ausbreitungsschranke zwischen den Lebensräumen der beiden Arten, drang der tropische *P. trilineatus* wieder weit nach Norden vor und anscheinend bis an das Areal der im

Raum der Osthimalayana abgespaltenen Art. In das Gebiet der durch Isolierung entstandenen „neuen“ Arten dringt aber anscheinend bisher keiner der beiden expansiven Tropisten.

*Exsula dentatrix* fliegt in S-Kwangtung in einer von der nordindischen wenig unterschiedenen geographischen Form (*E. d. albomarginata*). Im gleichen Horizontal- und Vertikalareal, aber bisher nicht im gleichen Biotop (in S-Kwangtung noch durch eine Reisfeldebene von etwa 2 km Breite getrennt) erscheint als Seltenheit *E. d. nigridorsa* Cand., die nach äußerer Erscheinung (Größe, Schwärzung, Blauglanz) auffallend verschieden ist, sich aber auch durch die weniger stark differenzierte Armatur als Rasse von *dentatrix* erweist. Auch hier bleibt als nächstliegende Deutung eine durch erdgeschichtliche Vorgänge bedingte (also mechanische) Ausbreitungsschranke. Auch hier war nach Beiseitigung der Schranke die südlichere Rasse die nach Norden — der Seite des geringsten Widerstandes — hin expansivere. Sie drang in S-China bis in das Areal der nördlichen: die beide Subspeziesareale in S-Kwangtung noch trennende Reisfeldebene ist das ehemalige Bett des Sikiang, das, nachdem der Fluß die Berge südlich von Howlik durchbrach, nach Süden verlegt wurde<sup>1)</sup>.

Eine Andeutung, welcher Art die mechanische Ausbreitungsschranke war, die die Areale der genannten Arten und Artengruppen zerriß, läßt sich vielleicht aus RICHTHOFEN (China, V, S. 247) entnehmen. Dauernd Festland ist China seit dem Rhaet und „die Verbreitung der altplozänen und jüngeren Säugetierfaunen von Indien bis nach S-China deutet auf eine geographische Gestaltung der Gebirgsketten und Ebenen hin, welche mit den heutigen viel Ähnlichkeit besitzt“ ... „und läßt den Rückschluß auf weite Steppen wie auf Wald- und Seenbildung der Plozänzeit zu“ ... „Aus Kwangtung und S-Yunnan liegen neuerdings Beobachtungen vor, die den aus der Beobachtung der Säugetiere abgeleiteten Rückschluß auf kontinentale Seenbildung bestätigen“. Sowohl ausgedehnte Steppen- als Seenbildung würden genügt haben, um die Areale der genannten drei Spezies zu zerreißen: alle sind Bewohner von Wald oder von lichtem Baumbestand, alle verpuppen sich in der Erde und wären von Wasser, Sumpf und Steppe vernichtet worden. Durch Steppe vor allem *Polyptychus*, die gegen Trockenheit und Wärmeschwankungen empfindlich erscheinen.

<sup>1)</sup> Diese Verlegung des Bettes nach Süden erfolgte sehr wahrscheinlich durch die im Verlaufe des Quartär eingetretene Senkung der Küste Südost- und Südchinas um 100–200 m.

### Verschiedenheit subspezifischer Areale nach der Flugzeit.

*Papilio epycides* fliegt von Sikkim bis SW-Yunnan in der gleichen geographischen Form (*P. e. epycides*), von Szechwan bis Chekiang und Formosa in einer zweiten (*P. e. horatius*). Der *Papilio* ist monozyklisch, die Entwicklung der Puppe zur Imago fällt in die Zeit von Ende März bis Anfang April. In dieser Zeit sind also die für die Tiefe der Imaginalfärbung ausschlaggebenden Faktoren im Biotop der Art zwischen Szechwan-Chekiang-Formosa die gleichen (nicht aber in SW-Yunnan).

*Euthalia nara* von Chekiang (*chekiangensis* Mell) steht nicht der geographisch benachbarten Form der Art (*nara omeia* Leech) von Kwangtung bis Szechwan, sondern der von Sikkim bis SW-Yunnan fliegenden (*n. nara* Mr.) hinsichtlich der äußeren Erscheinung (Größe, Verdunkelung) näher. Vermutlich sind also die Umweltfaktoren gegen Ende des Puppenstadiums dieser Art (Ende Mai, Anfang Juni), in erster Linie Temperatur und Feuchtigkeit, in NO-Indien (bis SW-Yunnan) und wieder in NO-Chekiang einander ähnlicher, als denen im dazwischen liegenden Gebiet. Die Armaturen aller 3 Rassen sind identisch. Die Rassen scheinen aber doch mehr als bloße Modifikationen, denn in N-Kwangtung tritt als Seltenheit (zu etwa 7%) neben der *omeia*-die *chekiangensis*-Form auf. Übergänge zwischen beiden sind bisher nicht bekannt; sollten sie gefunden werden, so müßte man beide Formen als mikroklimatisch bedingt ansehen.

Zwei Farbformen der gleichen Art im gleichen Biotop.

Das Auftreten von zwei Farbformen der gleichen Art wurden im Bergwald von Chekiang relativ häufig beobachtet, nämlich bei *Catocala patala*, *Phyllosphinxia dissimilis* und *Epicopeia hainesi*. Im ersteren Falle dürfte das Mikroklima der Entwicklungsorte von Raupen und Puppen die bewirkende Ursache sein [9, S. 59ff.], im zweiten Falle beschleunigte Entwicklung im Raupen- und Puppenstadium bei Teilen der Population (infolge der klimatischen Verhältnisse an der SO-Grenze des Artareals), bei *E. hainesi* sind weitere Untersuchungen über die Ursachen nötig. (Man vgl. auch S. 528 bei *Exsula dentatrix*.)

### Zusammenfassung.

Untersuchungen an Lepidopteren bestätigen die auf Grund der Reptilienverbreitung gezogenen Schlüsse, daß die die Bergländer des nördlichen Chekiang (42,5% Paläarkten, 37,6% Osthimalaya-, 18% tropische Formen unter Lepidopteren) als NO-Pfeiler der pazifischen Osthimalaya anzusehen sind.

Nicht euryöke Tropisten dringen in Räumen mit maritimen Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnissen, also küstenwärts oder in tiefer gelegenen Flußtälern (Kwe-, Siangkiang, wahrscheinlich auch noch weiter westlich), nach Norden. Nicht wenige an diese meteorologischen Verhältnisse angepaßten Spezies, die in Kwangtung den Wendekreis nicht oder kaum überschreiten, gehen küstenwärts und (oder) auch in Westchina im Tal des Yangtse 500 und 700 km weiter nördlich. Unter den flugstarken und wanderlustigen Sphingiden des freien Landes finden sich im Gebiet der Yangtsemündung 50% Tropisten und manche von ihnen gehen küstenwärts bis 36 und 40° n. Br. Die anpassungsfähigsten und am meisten euryöken Tropisten gehen sogar über das Hochland von Yunnan nach Norden und erreichen das Ussuri- und Amurgebiet, in den äußersten Fällen 43 und 54° n. Br. (*Neptis hylas*).

Auf Grund des Verlaufs von Arealen untersuchter Lepidopteren lassen sich in China drei für die Zoogeographie des Gebiets bedeutsame geologische Vorgänge in erdgeschichtlich jüngster Zeit glaubhaft machen. 1. Wenn tieflandbewohnende Tropisten in Kwangtung (Vertikalareale meist 0–500, *Optima* meist um 200–300 m) nicht oder nur ausnahmsweise nördlich vom Wendekreis, in Szechwan aber bis 30° n. Br. und vertikal zwischen 200–1500 (*Optima* anscheinend um 1000 m) auftreten, so deuten solche Areale auf Hebung Westchinas in erdgeschichtlich jüngster Zeit. Feststellungen von Botanik und Geologie sprechen für diesen Schluß. — 2. Die Areale von *Exsula dentatrix*, von *Polyptychus draconis*, vom Artenkreis *Marumba spectabilis* deuten auf Arealzerreißen durch mechanische Ausbreitungsschranken (Transgressionen? Steppen?) im südlichsten China in erdgeschichtlich jüngster Zeit. — 3. Die stark disjunkten Areale stenohyps altikoler OH-Deszendenten mit einem westchinesischen und einem pazifischen Blockareale lassen Veränderungen (durch Senkungen oder Abtragungen) im Raume zwischen beiden annehmen.

Paläarkten gehen überwiegend im Raume des geringsten biologischen Widerstands (kühltrockene Zeit, Gebirge, Kulturfolge) nach Süden, bis 23° n. Br. gehen von den untersuchten Gruppen (Tab. 4) noch 10, bis 22° noch 5, bis 20° = 3, noch weiter südlich noch 2 Arten (*Pyrameis cardui*, *P. indica*). Manche paläarktische Arten behalten in Subtropen- und Tropenrandgebieten den Eingenerationenzyklus bei, andere gehen zum Zwei-, noch andere zum Vielgenerationenzyklus über.

Die untersuchten eurasiatischen Elemente bleiben am Pazifik gegenüber ihrem atlantischen Teilareal nördlich um 5–13 Breitengrade zurück, gehen aber 4–17,5 Breitengrade weiter nach Süden. Ihr Vertikalareal ist im Osten größer. Ihr europäisches Teilareal ist also räumlich, nicht physiologisch, bedingt.

Monozyklische obligatorische „Winterflieger“ in Subtropen und Tropenrandgebieten scheinen auf tiefere Lagen herabgedrückte OH-Deszendenten.

### Faunistische Nachweise.

(Autornamen fehlen der Raumersparnis wegen: es ist die Nomenklatur von A. SERTZ, Großschmett. d. Erde gebraucht.)

I. Als hinterindisch malayisch sind folgende in China vorkommende Spezies betrachtet: *Papilio memnon*, *P. protenor*, *Leptocircus curius*, *Delias aglaia*, *Lethe mekara*, *L. chandica*, *Charaxes polyxena*, *Eriboea eudamippus*, *E. nepenthes*,

*E. athamas* (westlich bis Kaschmir), *Cirrochroa mithila* und *satellita*, *Cethosia biblis*, *Issoria sinha* (hinterindisch-australisch), *Euthalia julii*, *E. kesava*, *E. dirtea*, *Symbrenthia hippoclus*, *Pareba vesta*, *Zemeros flegyas*, *Currtis bulis*, *Ilerda epicles*, *Castalius elna*, *Gerydus boisduvalii*, *Amblypodia eumolpus*, *Remelana jangala*, *Theretra suffusa*, *Panacra mydon*, *Sataspes tagalica*, *Erasmia pulchella*, *Gynauto-cera papilionaria*, *Arbela obliquifasciata* usw. Nach seinem gegenwärtigen Verbreitungsgebiete müßte der von Ceylon nördlich bis Japan, östlich bis Australien gehende *P. sarpedon* zu den indischen Formen gerechnet werden. Da sein Häufigkeitszentrum im kontinentalen Südasien östlich von 90° ö. L. zu liegen scheint, ist er auch als hinterindisch-malayisch betrachtet. Hinterindisch-malayische Formen, die jetzt im kontinentalen China fehlen, aber Formosa, wo sie noch vorkommen, über Hainan-Südchina erreicht haben müssen, sind *Cirrochroa fasciata* und *Elymnias nigrescens*.

II. Indochinesische Spezies sind: *Papilio aidoneus*, *Euploea amymone*, *Euthalia phemius* und *telchinia*, *Craspedortha porphyrio*, *Pidorus gemina*, *P. leno* u. a.

III. Als subtropisch chinesische Arten sind aufgefaßt: *Athyma sulpitia*, *Faunis aerope*, *Phauda fortunei* und *kantonensis*, *Milleria lingnami*, *Actias heterogyna* (?), *Apha kantonensis*, *Gangarides puerariae* usw.

IV. Solche stenohypsen Formen, deren Lebensraum in zwei rund 2000 km voneinander entfernte Blockareale zerrissen ist, sind die Nattern des Formenkreises *Natrix swinhonis-nuchalis*, anscheinend auch die Agamiden der Gattung *Japalura*, von Macrolepidopteren *Papilio philoxena* (Kaschmir, Himalaya, Tonkin, Annam, Yunnan-Formosa), *Aporia agathon* (Himalaya, Yunnan-Formosa), *Euthalia tibetana* (N-Yunnan, Szechwan-Formosa), *Limenitis pratti* (Szechwan, Changyang-Formosa), *Lycaena atrocuttata* (Nagaberge, Yunnan, Szechwan-Formosa), *Campylotes histrionicus* (Himalaya, Yunnan, Szechwan-Formosa). Vielleicht ist auch *Papilio aeacus* dazu zu rechnen (Himalaya, südlich bis Malakka, Szechwan-Formosa), doch ist die Angabe, daß er in heißen Tälern des Himalaya fliegt, auffallend und läßt — die Korrektheit der Angabe vorausgesetzt — zweifeln, ob man ihn als stenohyps altikolen Hochgebirgsbewohner bezeichnen kann.

V. Solche Sippen sind von Reptilien: *Macropisthodon rudis*, *Trimeresurus monticola*. Von Großschmetterlingen: *Papilio alebion*<sup>1)</sup>, *P. tamerlanus*, *P. epycides*, *Lethe gemina*<sup>1)</sup>, *Dilipa fenestra*, der Formenkreis *Calinaga lhasto*, *Acrophthalmia thalia*, *Campylotes pratti*<sup>2)</sup>, *Neochelidon bieti*<sup>2)</sup> und *poultoni*<sup>2)</sup>, *Desgodinsia watsoni*, die *Polyptychus* der *draconis*-Gruppe, *Bupalomima guttata lucidulina*, *Cruriopsis junebris vihoroides* u. a. (nicht in Formosa).

VI. OH-Deszendenten, deren westliches und östliches Blockareal gegenwärtig durch die nördliche „Brücke“ in Verbindung steht, sind z. B. *Papilio cloanthus* (Him., Szechw., Chyg., Kul., Tie), *Neope yama* (Him., Szechw., Kul., Tie), *Araschnia doris* (Yunn., Szechw., Chyg., Kul. ?, Tie), *Callimorpha principalis* (Him., Szechw., Chyg., Kul., Tie), *Eusemia beatrix* (Szechw., Chyg. ?, Kul., Tie) u. a.

<sup>1)</sup> Auch im Gebiet zwischen Ost- und Westchina zu erwarten.

<sup>2)</sup> Nicht in Kuling?



VII. Solche Spezies sind von Reptilien *Elaphe porphyracea*. Von Lepidopteren: *Papilio agestor*, *Delias belladonna*, *Pieris cisseis*, *Metaporia largeleai*, *Lethe dura*, *L. labyrinthea*, *L. helena*, *L. christophi*, *L. trimacula*, *L. insana*, *Neorina patria*, *Neope agrestis*, *Aemona amathusia*, *Neptis nycteus*, *N. antilope*, *N. ananta*, *Pantoporia asura*, *Abrota pratti*<sup>1)</sup>, *Euthalia patala*<sup>1)</sup>, *nara*<sup>1)</sup>, *undosa*<sup>1)</sup>, *sahadeva*, *irrubescens*, *Calinaga buddha*<sup>1)</sup>, *Sospita jylla*<sup>1)</sup>, *Abraximorpha davidi*<sup>1)</sup>, *Calliana pieridoides*<sup>1)</sup>, *Epicopeia caroli*, *Phacusa djreuma* (Tseku, Te, Tie), *Eterusia reverdini* (Tseku, Te), *Antheraea assamensis* (Osthimalaya, Assam, M, Dr, Formosa), *Rhagastis olivacea* (Osthim., W-Yunn., N-Kwangtung), *Marumba cristata* (bis Formosa), *Mustilia hepatica* u. v. a.

VIII. Die grünen *Trimeresurus* der *stejnegeri*-Gruppe. Lepidopteren: *Papilio eurous*, *Gonepteryx amintha* und *alvinda*, *Eriboea narcaea*, *Apatura chevana* und *ulupi*, *Helcyra superba*, *Stibochiona nicaea*, *Pantoporia fortuna*, *Timalaea albescens*, *Loepa katinka* u. a.

IX. Großräumige pazifisch paläarktische Arten sind: *Papilio bianor*, *P. xuthus*, *Pieris melete*, *Mycalesis perdiccas*, *Lethe schrenckii*, *L. epimenides*, *L. marginalis*, *Hestina assimilis*, *Neptis pryri*, *Limenitis sydyi*, *Polygonia C aureum*, *Araschnia burejana*, *Argynnis nerippe*, *A. sagana*, *Niphanda fusca*, *Thecla eximia*, *Ismene aquilina*, *Satarupa nymphalis*, *Callimorpha histrio*, *Rhyparioides amurensis*, *Epicopeia mencia*, *Mimeusemia persimilis* u. v. a. Über N- und S-Kwangtung und bis nach Tonkin hinein verbreitet sind Spezies mit gesperrt gedrucktem Namen. Südlich bis Canton finden sich *Papilio machaon* und *Polygonia C aureum*, sie können also auch noch in N-Tonkin aufgefunden werden.

X. „Mandschurische“ Formen (PP s. str.) sind *Sericinus*, *Luehdorfia*, *Parnassius glacialis*, *Gonepteryx aspasia*, *Apatura schrenckii*, *Marumba maacki*, *M. jankowskii*, *Kentochrysalis sieversi*, (*Dolbina tancrei*), (*Sphingulus mus*), *Haemorrhagia radians* und *staudingeri*, *Antheraea yamamai*, *Seudya subflava*. Nur die beiden gesperrt gedruckten gehen südlich bis N-Kwangtung, alle andern erreichten nach unserm gegenwärtigen Wissen in Chekiang die S-Grenze ihrer Verbreitung.

XI. Ein im ganzen westöstlich gerichtetes Areal haben *Papilio alcinous*, *P. menci* (K), *P. demetrius*, *P. macilentus*, *Midea scolymus* (K), *Anthocharis bambusarum*, *Mandarinia regalis* (T), *Lethe syrcis* (T), *L. satyrina* (K), *L. butleri* (K), *L. lanaris* (K), *Neope muirheadii* (S-K), *Mycalesis gotana* (K), *Paläonympha opalina* (K), *Isodema adelma* (S-K), *Stichophthalma howqua* (T), *Apatura subalba*, *Sasakia charonda* und *junebris*, *Eriboea narcaea* (K), *Epicopeia hainesi* (K) u. v. a. Sperrdruck bedeutet, daß die Spezies bis Korea gehen, (K) besagt: südlich bis N-Kwangtung, (S-K) bis Südkwangtung, (T) bis Tonkin gehend.

XII. *Kentochrysalis sieversi*, *Phyllosphingia*, vielleicht sind auch *Elcysma* und *Chalcusia remota* dazu zu rechnen.

XIII. Vertikalareale gleicher Arten in Südkwangtung einerseits und von Südhupe (Ichang-Changyang) bis Szechwan-Nordyunnan andererseits. *Papilio aristolochiae*, Kwangtung, 0-300, zwei Tiere 500 m, Optimum unter 100 m. Yangtsegebiet: Fundortsangaben s. Abb. 6, etwa 900 und 1800 m (Angabe LEECHS). — *Leptocircus curius*, Kwangtung, 0-500 m, Optimum um 300 m.

<sup>1)</sup> Nicht in Kuling?

Yangtsegebiet: Abb. 6, um 900 und 1000–1500 m. — *Charaxes polyxena*, Kwangtung, 0–500, zwei Tiere auf 800 m, Optimum um 300 m. Szechwan, NO-Yunnan: Kwanshien etwa 900, Omi etwa 1500, nördlich Chaotung etwa 1200 m. — *Apatura parisatis*, Kwangtung, 0–500, Optimum etwa um 100–200 m. NO-Yunnan: etwa 1200 m. — *Symbrenthia hippoclus*, Kwangtung, 0–500, Optimum um 300 m. Yangtsegebiet: Ichang etwa 200 m, Wa-, Omishan, NO-Yunnan 1200–1500 m. — *Precis iphita*, Kwangtung, 0–300, Optimum um 100 m. Westchina: Washan, Tatsienlu, nördlich Chaotung, 1200–2600 m. — *Histia rhodope*, Kwangtung, 0–500, Optimum um 200–300 m. — Yangtsegebiet: Abb. 6, etwa 900 m und 200 bis etwa 1500 m. — *Eligma narcissus*, Kwangtung 0–500, Optimum um 200–300 m; Yangtsegebiet: Ichang-Changyang etwa 200–900 m, Szechwan (s. Abb. 6) etwa zwischen 500–1500 m.

### Literatur.

1. Candeze, L., 1926–27: Lepidopt. Heteroc. L. Indoch. Franc., in Lepidopt., T. 2, S. 73–133. — 2. Caradja, A., 1932: 3. Beitr. z. Kleinfalterfauna Chinas nebst kurzer Zusammenfass. d. bish. biogeograph Ergebnisse, Bull. Acad. Roum. — 3. Helm, Arn., 1933: Minya Gongkar, S. 63 u. 94–95 u. 154 u. 217. — 4. Hu, H. H., 1929: Further Observ. o. th. Forest Flora of Southeastern China, Bull. Fan Mem. Inst. (I), S. 51–62. — 5. Mell, R., 1923: Biologie u. Syst. südchines. Sphingiden, Allg. Teil, S. 22. — 6. Mell, R., 1929: Grundzüge einer Ökologie d. chines. Reptilien u. e. herpetol. Tiergeogr. Chinas, S. 1–66. — 7. Mell, R., 1929: Die Brahmaceriden und Eupterotiden Chinas, D. E. Z., S. 337–449. — 8. Mell, R., 1930: in AHL, HANSTEIN, MELL, UNTERSTEIN, Beitr. z. Lurch- u. Kriechtierfauna Kwangsis, Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde, S. 309–311. — Mell, R. u. Heinrich, G., 1931: Zur Biol. u. Syst. südchines. Ichneumoninae, Z. angew. Ent. 18. — 10. Mell, R., 1933: Über Catocalinen von Chekiang, Mitt. D. E. G., S. 59–60. — 11. Mell, R., 1933: Ehemal. Walverbreit. in China a. Grund d. Verbreitung von Waldtieren, Z. Ges. Erdk. — 12. Mell, R., 1933: Über d. gegenwärt. Verbreitung von Landtieren in Kwangtung, Mitt. Zool. Mus. Berlin 19, S. 21–33. — 13. Moltrecht, A., 1929: Über die geograph. Verbreitung der Macrolepidopt. des Ussuri- und Amurgebiets.

# Zur Kenntnis der Ostracoden-Gattung *Limnocythere*.

Von

Walter Kille, Bremerhaven.

---

Mit 19 Abbildungen im Text.

---

Die Gattung *Limnocythere*, deren Vertreter fast ausschließlich dem Süßwasser angehören, ist mit etwa 20 Arten über alle fünf Weltteile verbreitet. Als Typus der Gattung hat *L. inopinata* (Baird) zu gelten, eine paläarktische Art, von der aber leider nur das Weibchen bekannt ist. Von der anscheinend auf Europa beschränkten *L. sancti patricii* Brady und Robertson ist auch das Männchen bekannt. Da die Weibchen der *Limnocythere*-Arten im Bau der Gliedmaßen einander sehr ähnlich sind, habe ich, wenn in dem mir zur Bearbeitung anvertrauten Expeditionsmaterial nur einzelne weibliche Stücke vorlagen, mich darauf beschränkt, die Gattung als vorhanden anzuzeigen, so für Südafrika (Banagher Pan 3<sup>1</sup>) im Lake Chrissie-Gebiet).

Nachdem mir von diesem Fundort nachträglich durch Fräulein JOHANNA SCHUURMAN noch eine zweite Probe zu Händen gekommen ist, die neben zwei Weibchen auch ein Männchen enthielt, an dem die Art als sicher von den bisherigen verschieden erkannt werden konnte, zögere ich nicht, sie als neu zu beschreiben.

Der Zufall hat es gefügt, daß ich etwa gleichzeitig zwei weitere Vertreter der Gattung, ebenfalls in beiden Geschlechtern, untersuchen konnte. Eine aus dem Litoral vom Ochrida-See in Jugoslawien stammende, mir von Herrn Dr. St. KARAMAN (Skoplje) übermittelte Probe vom Mai 1925 enthielt drei Männchen und zwei Weibchen. — Reichlicheres Material, rund 50 Exemplare, unter denen beide Geschlechter zahlenmäßig etwa gleich stark vertreten waren, fand sich in zwei von R. THOMSEN gesammelten Fängen aus dem Mündungsgebiet des Rio de la Plata, die mir Herr Dr. V. BREHM zur Verfügung stellte. Bei beiden ist als Fundort Barra St. Lucia angegeben, der erste stammt vom Juli, der andere vom August 1932.

---

<sup>1</sup>) G. E. HUTCHINSON, G. E. PICKFORD u. J. F. M. SCHUURMAN, A contribution to the Hydrobiology of pans and other inland waters of South-Africa. Arch. f. Hydrob. 24. 1932, S. 62.

Ich setze voraus, daß die vereinzeltten Männchen und Weibchen aus dem Ochrida-See und aus dem Banagher Pan artlich zusammengehören; bei denen von der Barra St. Lucia darf das der Einheitlichkeit des verhältnismäßig umfangreichen Materials wegen als sicher gelten. Die Art aus Jugoslawien bezeichne ich als *L. ochridense*, die aus Südafrika als *L. aethiopica* und die südamerikanische als *L. neotropica*.

Für Vergleichszwecke kommen natürlich in erster Linie die Arten in Betracht, von denen beide Geschlechter bekannt sind, das sind folgende sieben: *relicta*, *sancti patricii*, *illinoisensis*, *dubiosa*, *michaelseni*, *marshi* und *elongata*. Ferner wird es nötig sein, daneben die Bauverhältnisse des Kopulationsorgans der Männchen aus den nahe verwandten Gattungen *Leucocythere*, KAUFMANN 1892, *Neolimnocythere* und *Paracythereis*, DELACHAUX 1928 zu berücksichtigen, bei welcher Gelegenheit die Frage erörtert werden muß, ob die von den genannten Autoren hierher gerechneten Arten nicht besser in die Gattung *Limnocythere* einzubeziehen wären, wie das von G. W. MÜLLER mit *Leucocythere mirabilis* bereits versucht worden ist (Tierreich 31. 1912).

Abweichend von der sonstigen Gepflogenheit sollen nun zunächst die drei neuen Arten hinsichtlich ihres Gliedmaßenbaues vergleichend beschrieben werden. Am Schluß folgen dann die vornehmlich die beigefügten Schalenbilder erläuternden Diagnosen.

Die erste Antenne besteht bei allen *Limnocythere*-Arten, soweit beschrieben, aus einem zweigliedrigen Grundteil und einem dreigliedrigen Endabschnitt<sup>1)</sup>, Angaben über diesen Punkt fehlen nur für *monstrifica*, *dubiosa*, *compressa* und *marshi*. — Bei *ochridense* und *neotropica* ist das mittlere, bei *aethiopica* das letzte Glied des Endteils das längste. Als Vorlage für Abbildung 1 wurde die Antenne von *ochridense* gewählt, weil bei dieser Art die Seitenkante des mittleren Gliedes vom Endabschnitt bei beiden Geschlechtern nur eine Borste trägt, abweichend von allen anderen Arten, die an der entsprechenden Stelle zwei Borsten

<sup>1)</sup> Worauf sich die Angabe von G. W. MÜLLER „1. Ant. 5–6gldr.“ in der im „Tierreich“ (1912) gegebenen Gattungsdiagnose stützt, ist mir nicht ersichtlich. *L. obtusata*, von G. O. SARS 1910 aus dem Tanganjika-See beschrieben, kann nicht gemeint sein, weil MÜLLER die Literatur nur bis zum 31. Dez. 1908 berücksichtigt hat. Übrigens ist diese Frage auch dadurch gegenstandslos geworden, daß SARS 1924 für die in Südafrika wiederentdeckte *obtusata* und eine ebendort vorkommende nahe verwandte Form die Gattung *Gomphocythere* begründet hat, die völlig abweichender Verhältnisse wegen bei der hier durchzuführenden Untersuchung der Verwandtschaftsbeziehungen ganz außer Betracht bleiben kann.

führen. Außerdem zeichnen sich die Borsten von *ochridense* durch haarförmige Zuspitzung des seitlich abgebogenen Endes aus.

Für die zweite Antenne, deren vorletztes Glied immer ungeteilt bleibt, und deren Endglied stets drei Klauen trägt, ist in erster Linie die relative Länge der Anhänge kennzeichnend. Ich habe sie zu der am

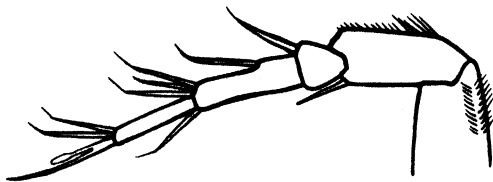


Abb. 1. ♀ *L. ochridense* n. sp. Erste Antenne.

leichtesten einwandfrei feststellbaren Länge der Vorderkante des vorletzten Gliedes in Beziehung gebracht und bilde zur Veranschaulichung die zweite Antenne von

*aethiopica* ab (Abb. 2), bei der sowohl die längste Endklaue, wie auch die Borste an der inneren Ecke des drittletzten Gliedes bei beiden Geschlechtern die Länge der Vorderkante des vorletzten Gliedes erreicht. Bei *ochridense* beträgt die Länge der Endklauen nur die Hälfte, bei *neotropica* dagegen zwei Drittel der Vergleichsstrecke. Weniger groß ist der Unterschied hinsichtlich der schon erwähnten inneren Eckborste des drittletzten Gliedes, die nur beim Männchen von *neotropica* die Länge der Vorderkante des vorletzten Gliedes voll erreicht, während sie beim Weibchen um ein Drittel kürzer ist. Bei *ochridense* dagegen hat die fragliche Borste beim Weibchen neun Zehntel und beim Männchen sieben Neuntel der betreffenden Länge.



Abb. 2. ♀ *L. aethiopica* n. sp. Zweite Antenne.

Mandibel und Maxille lassen keine wesentlichen Besonderheiten erkennen.

Die drei Beinpaare stimmen bei allen *Limnocythere*-Arten darin überein, daß die Vorderkante des Stammgliedes zwei Borsten trägt; an Knieborsten sind beim ersten Bein zwei und bei den beiden folgenden je eine vorhanden. Artliche Verschiedenheiten läßt nur die Bewehrung des Hinterrandes dieses Gliedes erkennen. Zwar steht bei den meisten Arten an dieser Stelle bei allen drei Beinpaaren je eine Borste, es kommen jedoch auch solche vor, denen sie fehlt, als Beispiel

nenne ich *relicta*<sup>1)</sup>. In diesem Merkmal stimmt *ochridense* (Abb. 3) mit der eben genannten Art überein, wenn auch zugegeben werden muß, daß beim Männchen noch Spuren einer derartigen Bewehrung auftreten können. Deutlich vorhanden ist die Hinterrandborste dagegen bei allen Stammgliedern beider Geschlechter von *aethiopica* und *neotropica* (Abb. 4). Sowohl die absolute Größe der Beinpaare als auch die relative Länge der Endklauen pflegt bei den *Limnocythere*-Arten nach hinten zuzunehmen (Ausnahme: *notodonta*). So ist es denn erklärlich, daß Angaben darüber vornehmlich für das dritte Bein vorliegen, um so mehr, da sich bei diesem auch sexuelle Verschiedenheiten bemerkbar machen. Die verhältnismäßig kürzeste Endklaue hat *ochridense*, sie erreicht bei beiden Geschlechtern nur drei Viertel der Länge der drei letzten Glieder. Beim Weibchen von *neotropica* kommt sie ihnen an Länge gleich, und bei dem von *aethiopica* ist sie sogar um eine Kleinigkeit länger.

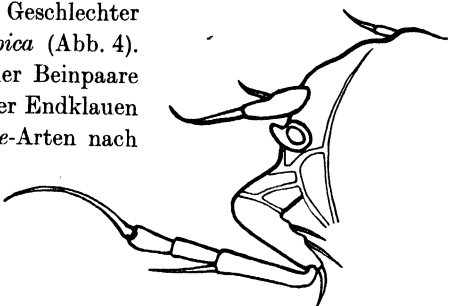


Abb. 3. ♀ *L. ochridense* n. sp. Hinterkörper mit drittem Bein und Furka.

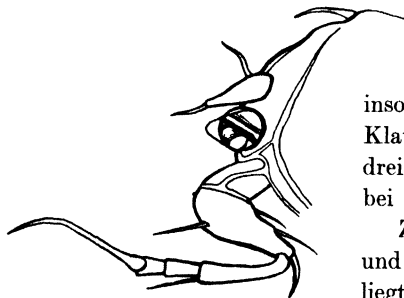


Abb. 4. ♀ *L. neotropica* n. sp. Hinterkörper mit drittem Bein und Furka.

Die Männchen der beiden letztgenannten Arten verhalten sich insofern verschieden, als die Länge der Klaue im Verhältnis zu den letzten drei Gliedern bei *neotropica* 11 : 9, bei *aethiopica* sogar 11 : 7 beträgt.

Zwischen dem letzten Beinpaar und der Endborste des Hinterkörpers liegt beim Weibchen die rundliche, von Chitinverstärkungen umgebene Geschlechtsöffnung und die gewöhnlich in Stamm und Geißel deutlich gegliederte Furka. Bei *ochridense* ist die Geißel so lang wie der Hinterrand des Stammes, und die Hinterrandborste steht in dessen Mitte (Abb. 3). Bei *aethiopica* und *neotropica* hat die Geißel nur die halbe Stammlänge; die Hinterrandborste steht bei *aethiopica* ebenfalls in der Mitte, während sie bei *neotropica* (Abb. 4) stark nach dem Grunde zu verschoben ist.

<sup>1)</sup> „Schwer nachweisbar“ (G. W. MÜLLER, Zoologica 30. 1900).

Was nun schließlich den Bau des männlichen Kopulationsorgans betrifft, so lassen sich innerhalb der Gattung *Limnocythere* zwei scharf gesonderte Baupläne unterscheiden. Unter der Bezeichnung *sancti-patricii*-Typ fasse ich diejenigen Arten zusammen, bei denen die der

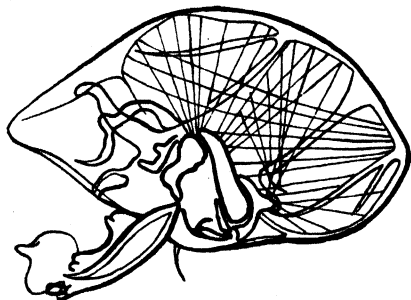


Abb. 5. ♂ *L. neotropica* n. sp.  
Kopulationsorgan.

gewölbten Oberkante gegenüberliegende, mehr oder weniger gerade Seite der Kapsel einen kräftig gebogenen, winklig abstehenden, stark chitinierten Haken trägt. Ich rechne hierher außer *neotropica* (Abb. 5) noch *illinoisensis*, *dubiosa* und *Paracythereis impudica*. Obgleich SHARPE (1897) unter der Bezeichnung „male sexual grasping organs“ für seine *illi-*

*noisensis* nur die Anhänge abgebildet hat, ist doch die Ähnlichkeit mit *neotropica* deutlich. DELACHAUX (1927) gibt für *Paracythereis impudica* eine Zeichnung des ganzen Organs. Er faßt den Greifhaken als „stark entwickelte und chitinierte Furka“ auf und leitet daraus die Berechtigung der neuen Gattung ab. A. KAUFMANN (1896) und G. O. SARS (1928) enthalten sich bei der Beschreibung des Männchens von *sancti-patricii* einer Deutung des genannten homologen Anhangs. KAUFMANN spricht von einer „sichelförmig gekrümmten schmalen Platte“ und SARS von dem „Endteil in Form einer dünnen Platte“. Mag die Ansicht von DELACHAUX zutreffen oder nicht, im einen wie im anderen Falle halte ich es

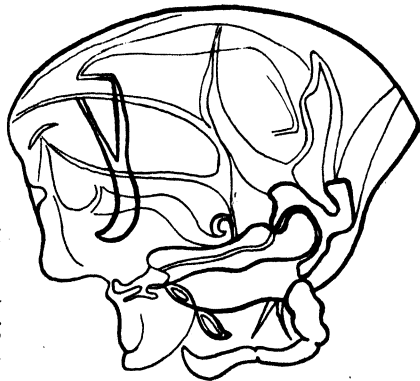


Abb. 6. ♂ *L. aethiopica* n. sp. Kopulationsorgan.

nicht für richtig, auf dieses Merkmal allein, wie geschehen, eine neue Gattung zu begründen. Anders ist die Sachlage bezüglich der am gleichen Orte beschriebenen Gattung *Neolimnocythere*. Zwar scheint mir auch hier die Deutung des „stark entwickelten, häutigen Anhangs“ als Furka problematisch und nicht ausreichend für die Aufstellung einer neuen Gattung, da aber gleichzeitig die Muscheln ganz auffallende und dem

Genus *Limnocythere* sonst fremde Oberflächengestaltungen zeigen (*hexaceros* jederseits drei Hörner; *erinacea* zahlreiche aus Borstenbündeln entstandene Stacheln), kann die „nur nach vielen Zögern“ aufgestellte Gattung *Neolimnocythere* als zu Recht bestehend gelten. Auch bei dem Kopulationsorgan von *aethiopica* ist ein wenn auch minder stark entwickelter häutiger Anhang vorhanden, aber es hat keinen Aufsatz (Abb. 6); überdies fehlen der Muschel die für *Neolimnocythere* kennzeichnenden Bildungen, so daß die Art dieser Gattung nicht zugewiesen werden kann. Nach dem besonderen Bau des Kopulationsorgans stellt demnach

*aethiopica* einen neuen, dritten Typus in der Gattung *Limnocythere* dar. Den zweiten bezeichne ich als *relicta*-Typ, er umfaßt die Arten mit schwachem, annähernd geradem und anliegendem Greifhaken, hierher gehören außer *ochridense* (Abb. 7)

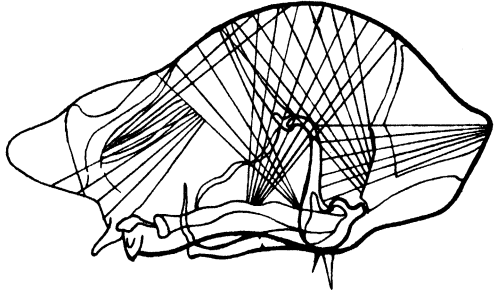


Abb. 7. ♂ *L. ochridense* n. sp. Kopulationsorgan.

noch *michaelseni*, *marshi* und *elongata*. Die Ähnlichkeit des Kopulationsorgans von *ochridense* mit dem von *relicta* ist ganz unverkennbar, sogar der nasenartige Vorsprung unterhalb des dreieckigen Aufsatzes ist beiden gemeinsam. Nach der Beschaffenheit des Kopulationsorgans könnte auch *Leucocythere mirabilis* in dieser Gruppe Platz finden, da aber die erste Antenne und das dritte Beinpaar des Männchens Besonderheiten aufweisen, die sonst bei Vertretern der Gattung *Limnocythere* nicht vorkommen, halte ich es für richtiger, das Genus *Leucocythere* beizubehalten.

Hinsichtlich der Schalenmerkmale lassen sich die drei neuen Arten in Kürze folgendermaßen kennzeichnen:

*L. ochridense* n. sp.

Schale derb, ihre Oberfläche durch Rippen gefeldert, die Felder mit grubigen Vertiefungen versehen. Behaarung äußerst spärlich. Obere Auswölbung der Muschel stark hervortretend, kegelförmig; beim Männchen liegt sie in der Mitte, beim Weibchen hinter derselben. Die untere, langgestreckte Ausbuchtung überschneidet in der Rückenansicht den eigentlichen Umriß der Muschel nicht unbeträchtlich.



In der Seitenansicht liegt bei der linken Schale des Weibchens die größte Höhe vorn (Abb. 8), sie ist ungefähr der halben Länge gleich. Der Rückenrand ist völlig gerade und stark abschüssig, mit dem Vorder-

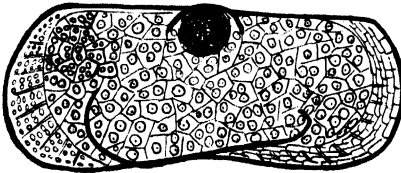
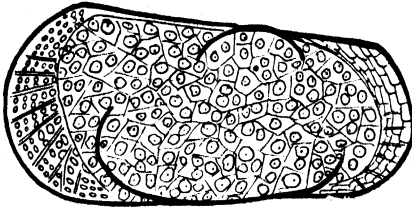


Abb. 8 u. 9. *L. ochridense* n. sp. 8 Linke Schale des Weibchens. 9 Linke Schale des Männchens.

und Hinterrand bildet er deutliche Ecken. Die beiden Seitenränder sind breit gerundet, sie gehen ohne Winkelung in den Unterrand über. Die Einbuchtung desselben wird durch die untere Auswölbung der Schale völlig verdeckt. — Beim Männchen (Abb. 9) liegt die letztere im allgemeinen höher und verläuft außerdem in schräger Richtung aufwärts, infolgedessen wird hier die Einbuchtung des Unterrandes deutlich erkennbar. Im ganzen ist die Schale bedeutend niedriger als beim Weibchen, der gerade

Rückenrand verläuft daher weniger geneigt; beide Enden sind breit gerundet.

In der Ansicht von oben ist die größte Breite beim Weibchen (Abb. 10) größer, beim Männchen (Abb. 11) kleiner als die halbe Länge. Die weibliche Muschel zeigt vor der Mitte eine Einschnürung, die beim Männchen fehlt. Bei beiden Geschlechtern sind die Enden schnabelartig gestaltet, und zwar erscheinen die Hinterenden aus breitem Grunde kurz, die vorderen aus derselben Breite lang zugespitzt.

Maße:	Weibchen	Männchen
Länge	0,67	0,66 mm
Höhe	0,33	0,28 „
Breite	0,37	0,30 „

*L. aethiopica* n. sp.

Schale zart, ohne Färbung und ohne Gruben, unbehaart. Obere Auswölbung

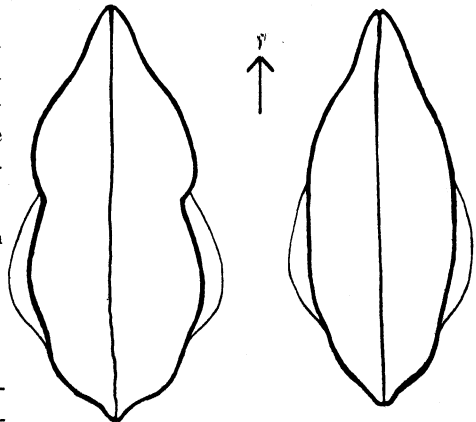


Abb. 10 u. 11. *L. ochridense* n. sp. 10 Rückensicht des Weibchens. 11 Rückensicht des Männchens.

der Muschel winzig, nur eben angedeutet, die untere ebenfalls sehr schwach entwickelt.

Die größte Höhe der linken Schale des Weibchens (Abb. 12) liegt etwas vor dem fünften Sechstel der Länge, sie ist merklich größer als die Hälfte derselben. Der gerade Rückenrand fällt nach vorn ab und geht ohne Winkelung in den Vorderrand über, während der Übergang in den Hinterrand durch eine deutliche Ecke gekennzeichnet ist. Die Einbuchtung des Unterrandes wird durch die untere Auswölbung der Schale nicht verdeckt. — Beim Männchen (Fig. 13) ist der Rückenrand

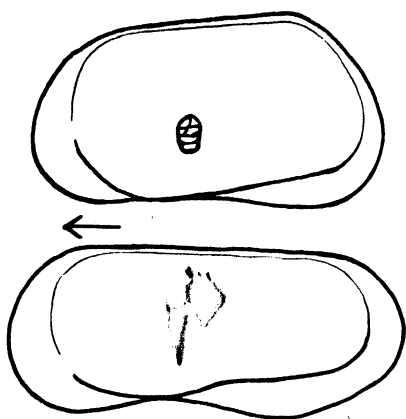


Abb. 12 u. 13. *L. aethiopica* n. sp.  
12 Linke Schale des Weibchens.  
13 Linke Schale des Männchens.

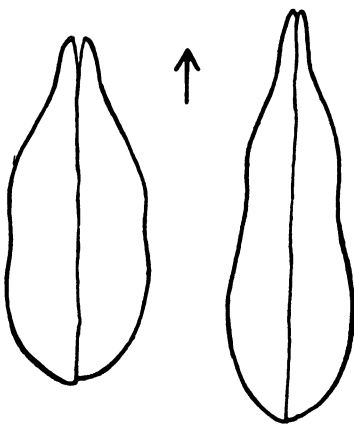


Abb. 14. u. 15. *L. aethiopica* n. sp.  
14 Rückenansicht des Weibchens.  
15 Rückenansicht des Männchens.

nach hinten ein wenig geneigt, fast waagrecht; der Unterrand ist stärker eingebuchtet als beim Weibchen. Der hintere Abschnitt des Unterrandes steigt allmählich schräg aufwärts, infolgedessen ist das Hinterende schmaler gerundet als das vordere. Die größte Höhe beträgt wenig mehr als zwei Fünftel der Länge.

In der Rückenansicht (Abb. 14 und 15) ist die Muschel des Männchens viel schmaler als die des Weibchens. Beim Weibchen beträgt die größte Breite fünf Zwölftel, beim Männchen weniger als ein Drittel der Länge. Bei beiden Geschlechtern ist das Hinterende gerundet und das Vorderende schnabelartig zugespitzt. Die Seitenränder weisen bei beiden Geschlechtern schwache Einbuchtungen auf; beim Weibchen liegen sie hinter, beim Männchen in der Mitte.

Maße:	Weibchen	Männchen
Länge . . . . .	0,57	0,65 mm
Höhe . . . . .	0,32	0,28 „
Breite . . . . .	0,23	0,21 „

*L. neotropica* n. sp.

Schale derb, aber ohne Oberflächenskulptur. Behaarung schwach, nur im Bereiche des Vorderrandes und des unteren Hinterrandes vorhanden. Obere Auswölbung der Muschel schwach entwickelt, die untere dagegen stark ausladend.

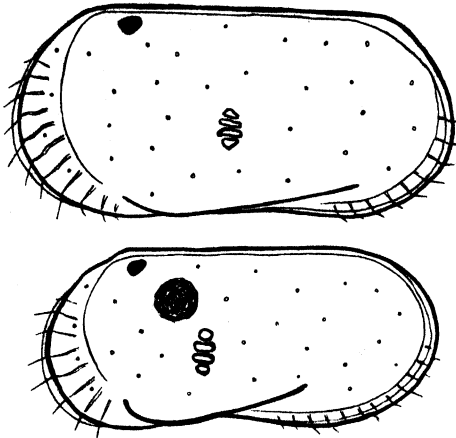


Abb. 16 u. 17. *L. neotropica* n. sp. 16 Linke Schale des Weibchens. 17 Linke Schale des Männchens.

Bei der linken Schale des Weibchens (Abb. 16) liegt die größte Höhe vorn, sie erreicht nicht ganz die Hälfte der Länge. Der gerade Rückenrand senkt sich nur unbedeutend und ganz allmählich bis zum Übergang in den Hinterrand, der, wie auch vorn, durch eine abgerundete Ecke bezeichnet wird. Beide

Enden sind etwa übereinstimmend gerundet. Die Richtung des Unterrandes erscheint seicht, weil sie z. T. durch die untere Auswölbung der Schale überdeckt wird.

Beim Männchen (Abb. 17) verläuft der Rückenrand waagrecht. Die größte Höhe ist kleiner als die halbe Länge. Die untere Auswölbung ist steiler gestellt und läßt deshalb die Einbuchtung des Unterrandes deutlicher hervortreten als beim Weibchen. Der hintere Abschnitt des Unterrandes steigt schräg aufwärts, das Hinterende ist deshalb schmäler gerundet als das vordere.

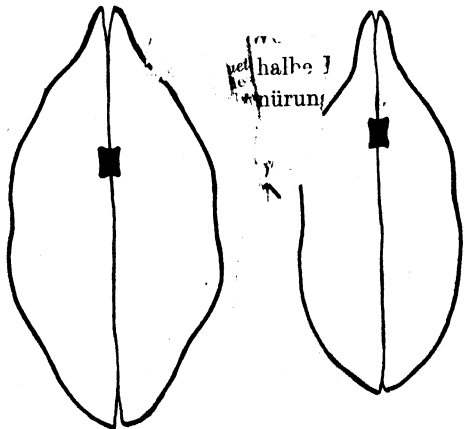


Abb. 18 u. 19. *L. neotropica* n. sp. 18 Rückenansicht des Weibchens. 19 Rückenansicht des Männchens.

In der Rückenansicht (Abb. 18 und 19) ist das Vorderende der Muschel des Männchens deutlicher schnabelartig zugespitzt als beim Weibchen. Die mittleren Teile der Seitenränder sind bei beiden nur

schwach eingezogen. Die Muschel des Weibchens ist breiter als die des Männchens: beim Weibchen erreicht die Breite fast die Hälfte der Länge, beim Männchen beträgt sie nur wenig mehr als ein Drittel.

Maße:	Weibchen	Männchen
Länge . . . . .	0,70	0,66 mm
Höhe . . . . .	0,32	0,31 „
Breite . . . . .	0,34	0,25 „

Gilt es nun, einige Gesichtspunkte für die vergleichende Betrachtung der Muscheln hervorzuheben, so müssen zuvor die Arten ausgeschieden werden, bei denen die Geschlechtszugehörigkeit der beschriebenen Exemplare unsicher ist, weil keinerlei Angaben über das Tier vorliegen, das sind die beiden bisher nur aus England bekannten Arten *monstrifica* und *compressa*.

Sehr verbreitet ist in der Gattung *Limnocythere* die übrigens auch bei *monstrifica* stark ausgebildete Zähnelung der Schalenränder. Bei *serrata* weist schon der Name darauf hin, aber auch bei manchen Formen von *inopinata* ist sie vorhanden, so bei *balatonica*; ferner tragen *hungarica*, *stationis* und *notodonta* am Hinterrande, oder auch dorsal verschoben, nur oder weniger lange Zahnreihen. Derartige Bildungen fehlen bei den vorherbeschriebenen drei neuen Arten gänzlich.

Bezüglich der Stellung des Rückenrandes verteilen sich bei alleiniger Berücksichtigung des weiblichen Geschlechts die *Limnocythere*-Arten dergestalt in zwei Typen, daß die Mehrzahl dem mit waagerechter Dorsalkontur angehört, während eine allerdings starke Minderheit, zu der *serrata*, *balatonica*, *stationis*, *notodonta* und *aspera* nebst *Leucocythere* *stationis* und *Neolimnocythere erinacea* zu rechnen sind, einen deutlich nach hinten abfallenden Rückenrand aufweisen. Von den neuen Arten gehört *neotropica* dem ersten und *ochridense* dem letztgenannten Typus an, während *aethiopica* mit stark nach vorn geneigtem Oberrand vorläufig alleinsteht.

Den Schluß möge nun eine nach der Buchstabenfolge geordnete Zusammenstellung mit Einrechnung der Arten aus den nächst verwandten Gattungen bilden. Sie gibt gleichzeitig über die geographische Verbreitung Auskunft und macht durch den Nachweis der Originalbeschreibungen ein gesondertes Schriftenverzeichnis entbehrlich.

Art	Autor	Jahr	Veröffentlichung	Vorkommen
<i>aspera</i> . . . . .	HENRY	1923	Proc. Linn. Soc. New South Wales 48	Australien
<i>balatonica</i> . . . . .	LADAY	1900	Ostracoda hungariae	Ungarn
<i>compressa</i> . . . . .	BRADY u. NORMAN	1889 u. 1896	Trans. Roy. Dublin Soc. 4 u. 5	England
<i>dubiosa</i> . . . . .	DADAY	1903	S.-B. Akad. Wiss. Wien 62	Kleinasien
<i>elongata</i> . . . . .	DELACHAUX	1927	Bull. Soc. Neuchat. Sc. nat. N. S. 1	Peru
<i>erinacea</i> ( <i>Neolimnocythere</i> )	"	1927	Ebenda	"
<i>hexaceros</i> ( <i>Neolimnocythere</i> )	"	1927	Ebenda	"
<i>hungarica</i> . . . . .	DAY	1900	Ostracoda hungariae	Ungarn
<i>illinoisensis</i> . . . . .	TARPE	1897	Bull. Illinois St. Lab. Nat. Hist. 4	Nordamerika
<i>impudica</i> ( <i>Paracythereis</i> )	DELACHAUX	1927	Bull. Soc. Neuchat. Sc. nat. N. S. 1	Peru
<i>inacta</i> . . . . .	DAHL	1888	Zool. Jahrb. Syst. 3	Palaearktias
<i>inopinata</i> . . . . .	BAIRD	1850	Brit. Entomotr.	"
<i>marshi</i> . . . . .	BREHM	1924	vet. Göteborgs Mus. Zool. Avd. 34	Südamerika
<i>michaelseni</i> . . . . .	DADAY	1910	sva 59	Ostafrika
<i>mirabilis</i> ( <i>Leucocythere</i> )	KAUFMANN	1896	svuisse Zool. 4	Schweiz, Schweden
<i>mongolica</i> . . . . .	DADAY	1901	asiat. Forschungen. d. Grafen Zichy 2	Mongolei
<i>monstrifoca</i> . . . . .	NORMAN	1902	n. Mag. Nat. Hist. Ser. 3. 9	England
<i>neocomensis</i> . . . . .	ZSCHOKKE	1894	ed. Suisse Zool. 2	Schweiz
<i>notodonta</i> . . . . .	VÁVEA	1906	Mag. Nat. Hist. Ser. 4. 3	Java
<i>sancti-patricii</i> . . . . .	BRADY u. R. SELL	1857	Mag. Hist. Nat. Ser. 4. 3	Europa
<i>serrata</i> . . . . .	TH. PAUD	1908	Ann. Biol. lac. 3	Schweiz
<i>stationis</i> . . . . .	VÁVEA	1891	Arch. Landesf. Böhmen 8	Europa
<i>relicta</i> . . . . .	L. JEBORG	1863	Öfv. Akad. Förh. 1862	Nordamerika
<i>reticulata</i> . . . . .	SB RPE	1897	Bull. Illinois St. Lab. Nat. Hist. 4	Nordamerika





IMPERIAL AGRICULTURAL RESEARCH  
INSTITUTE LIBRARY  
NEW DELHI.

[illegible]